ARCHIV

für

Mikroskopische Anatomie

I. Abteilung

für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte

II. Abteilung

für Zeugungs- und Vererbungslehre

herausgegeben

von

O. Hertwig und **W. Waldeyer**

in Berlin

Neunundachtzigster Band

II. Abteilung

Mit 10 Tafeln und 5 Textfiguren

BONN

Verlag von Friedrich Cohen

1917



Inhalt.

Abteilung II.

Erstes Heft. Ausgegeben am 31. Mai 1916. Seite

Zweites und drittes Heft. Ausgegeben am 20. Oktober 1916.

Viertes Heft. Ausgegeben am 5. Februar 1917.

Aus dem Anatomisch-biologischen Institut an der Universität Berlin.

Über die Plasmakomponenten (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) der weiblichen Geschlechtszellen (zytologische Untersuchungen am Ascidien-Ovarium).

Von

Prof. Dr. **Jan Hirschler** (Lemberg-Universität).

Hierzu Tafel I—IV.

Inhalt:

I. Einleitung.

Unsere Kenntnis über den Bau des Protoplasmas wurde in den letzten Jahren ganz besonders gefördert. In den Mitochondrien und in dem Golgischen Apparate haben wir allmählich Strukturen kennen gelernt, die jedem Zellenplasma zuzukommen scheinen und somit als ein fundamentaler Bestandteil des Substrats der Lebensvorgänge betrachtet werden können. Ihrer Topographie wie auch ihrer Genese nach werden sie gewöhnlich für Strukturen angesehen, die mit dem Zellenkerne nichts Gemeinsames haben, was wohl, wie mir scheint, daher kommt, dass man sich bis jetzt eben für diese Frage sehr wenig interessiert hat. Wenn wir nun aber erwägen, dass zwischen dem Zellkern und dem Zellenplasma ein reger Substanzaustausch besteht, der, obwohl nicht immer morphologisch nachweisbar, doch keinem Zweifel unterliegen kann, so wird schon im voraus die Annahme sehr plausibel erscheinen, dass sowohl die Mitochondrien wie auch der Golgische Apparat in den physiologischen Vorgängen, an denen der Zellkern beteiligt ist, nicht vollkommen isoliert und unbeeinflusst dastehen können. Man würde im Gegenteil nach den herrschenden Ansichten eher vermuten können, dass auch diese Strukturen sich in irgendeiner physiologischen Relation zum Zellkern befinden. Die Basis, worauf die vorher erwähnten Ansichten hauptsächlich fussen, scheint mir in einer gewissen Einseitigkeit, mit der bei zytologischen Untersuchungen oft vorgegangen wird, zu liegen. Man interessiert sich für diese oder für jene Plasmastruktur und beschränkt sich grösstenteils darauf, die gewünschte Struktur mittels einer womöglich elektiven Methode tadellos zur Darstellung zu bringen. Durch dieses einseitige Vorgehen, welches den meisten Mitochondrien- (und Chromidien-) Arbeiten gemeinsam ist, verliert der Forscher die übrigen Bestandteile der Zelle aus dem Auge und weiss dann nichts über die Beziehung einer Struktur zu anderen Gebilden zu sagen, oder er rechnet leicht, da die Elektivität jeder Methode relativ ist, einer gewissen Struktur andere Strukturen zu; auf diese Weise kommt man oft zu einer falschen Deutung des mikroskopischen Bildes. Diesem Übel ist nun nur auf die Weise vorzubeugen, dass man immer das Ganze der Zelle im Auge behält und mit möglichst vielen und entsprechend ausgewählten Methoden arbeitet, sowohl elektiven wie auch weniger elektiven. Denn der Zytologe muss sich immer

darüber im klaren bleiben, dass wie einerseits eine „streng“ elektive Methode gewisse wirklich bestehende, physiologische, also auch genetische Beziehungen zwischen zwei Zellenbestandteilen, eben wegen ihrer Elektivität, nicht zum Ausdrucke bringen kann, es andererseits sehr leicht möglich, ist. dass ihm eine weniger elektive Methode nicht tatsächlich bestehende Beziehungen vortäuschen wird. Beispiele dafür ergeben sich zur Genüge aus der Mitochondrien- und Chromidienliteratur. In meiner Ascaris-Arbeit habe ich eine Reihe von Fällen zusammengestellt, nach denen es keinem Zweifel unterliegen kann, dass dieselben Strukturen einmal als permanente. vom Zellkerne unabhängige Mitochondrien, das andere Mal als transitorische, vom Kerne stammende Chromidien beschrieben wurden. Daraus ergibt sich einerseits der Mangel der elektiven Mitochondrienmethoden. da sie uns über den Metabolismus der Mitochondrien. der höchst wahrscheinlich auf einer Aufnahme von Kernsubstanzen beruht. die in den Mitochondrien nur transitorisch vorhanden sind und ihnen für diese Zeit den Charakter eines Chromidiums aufzuprägen scheinen, gar keine Auskunft geben. Daraus ergibt sich andererseits aber auch der Mangel der weniger elektiven Chromidienmethoden (z. B. Eisenhämatoxylinfärbung ohne vorangehende Lipoidkonservierung), die die Mitochondrien unrichtig als transitorische Kernderivate darstellen. Die Mitochondrienmethoden vernichten die sehr wahrscheinlich bestehende Beziehung (Substanzaustausch) zwischen dem Kern und den Mitochondrien, die Chromidienmethoden täuschen eine nukleäre Herkunft der letzteren vor. Durch die Vereinigung beider wird erst eine richtige Deutung der in der Zelle herrschenden Verhältnisse möglich. Dieselbe Identität, die sich zwischen den Mitochondrien und Chromidien in vielen Fällen erkennen lässt, kann wohl auch für manche Objekte zwischen dem Golgischen Apparat und den Chromidien als sicher angenommen werden. Aus dem Vergleiche der Apparatliteratur mit den Angaben der Chromidienforscher geht es auch, worauf ich schon früher hingewiesen habe, hervor, dass der Apparat, der eine permanente Zellenstruktur ist, die nicht aus dem Kerne entwickelt wird, ziemlich tiefgreifenden Metabolien unterliegt, welche ebenfalls auf eine Aufnahme von

Kernsubstanzen (z. B. während des Bukettstadiums in den Geschlechtszellen) zurückzuführen sein würden. Daraus ergibt sich nun auch, dass man in die Beziehung, die zwischen Kern und dem Apparat zu bestehen scheint, erst durch den Vergleich der mikroskopischen Bilder, die aus verschiedenen technischen Methoden resultieren, eine tiefere und richtigere Einsicht erhält.

Diesen Forderungen, die man an eine zytologische Arbeit stellen muss, trachtete ich an meinem Objekte nach Möglichkeit gerecht zu werden. Der Exaktheit der zytologischen Untersuchungen und der daraus folgenden Schlüsse werden durch die technischen Methoden Grenzen gesetzt, die einstweilen nicht zu überschreiten sind. Bis an diese Grenzen trachtete ich nun heranzukommen. Ich war bemüht, womöglich alle Strukturen, inwiefern sie nur darzustellen sind, im Plasma unseres Objekts nachzuweisen und obwohl mein Studium hauptsächlich das Zellenplasma betrifft, trachtete ich auch die eventuell stattfindenden Kernplasma-Beziehungen nicht zu übersehen. An Hand eines solchen technischen Verfahrens ist es uns gelungen, für unser Objekt (weibliche Geschlechtszellen der Ascidien) 1. neue, bislang unbekannte Strukturen (Golgischer Apparat) nachzuweisen; 2. neue Beziehungen zwischen den Plasmastrukturen und zwischen diesen und dem Kerne zu beobachten, was zur Folge hatte, dass wir 3. einige ältere, dasselbe Objekt betreffende Angaben und Deutungen als unrichtig abzulehnen genötigt waren, worüber eingehend im vorletzten Kapitel dieser Arbeit berichtet wird.

II. Material und Methoden.

Meine Untersuchungen wurden an den weiblichen Geschlechtszellen dreier Ascidienspezies, nämlich Ciona intestinalis, Ascidia mentula und Phallusia mammillata, vorgenommen. Die Ovarien, die, wie bekannt, alle ovogenetischen Entwicklungsstadien der Geschlechtszellen enthalten, wurden jungen und erwachsenen Exemplaren entnommen und hernach auf verschiedenerlei Weise technisch behandelt. In meiner Darstellung gebe ich hauptsächlich die Verhältnisse wieder, die ich in den Ovozyten von Ciona angetroffen habe; die Ovogenese der zwei anderen Objekte, die in ihren Hauptzügen von derjenigen bei Ciona sehr wenig differiert, wurde als Vergleichs- und Kontrollmaterial herangezogen.

Zur Darstellung des Golgischen Apparates eignet sich in unserem Falle am besten die Kopschsche Methode. Nach 15—18tägigem Aufenthalt in 2proz. Osmiumsäure bei einer Temperatur von $+25^0$ C bekommt man den Apparat tadellos konserviert und kräftig geschwärzt. Diese Methode habe ich den zwei anderen Apparatmethoden (Golgi, Sjövall) deswegen vorgezogen, weil sie dem Golgischen Verfahren gegenüber die ganze Zelle viel schöner fixiert und weil sie der Sjövallschen Methode gegenüber elektiver ist, indem bei Anwendung der letzteren oft auch die Mitochondrien mitgeschwärzt werden, was angesichts der ziemlich geringen morphologischen Differenzen zwischen beiden Strukturen (hauptsächlich bei älteren Ovozyten) ein Auseinanderhalten der beiden Plasmakomponenten sehr erschwert, wenn nicht unmöglich macht.

Dennoch bediente ich mich auch in mehreren Fällen der Sjövallschen Methode, die, wenn die Vorfixierung in Formalin auf eine längere Zeit ausgedehnt wird, eine Mitochondrienschwärzung liefert, bei gleichzeitigem Ausbleiben der Apparatschwärzung. Sie kann also mit einer gewissen Einschränkung als eine gute und brauchbare Mitochondrienmethode angesehen werden. Daneben bediente ich mich auch zur Darstellung der Mitochondrien der Altmannschen und Bendaschen Methode, teils nach der Originalvorschrift, teils in Modifikationen, die mir für unsere Objekte günstig erschienen. Nach Fixierung in Altmanns Gemisch bekommt man oft die Mitochondrien stark verquollen und weniger kräftig gefärbt. Dasselbe bezieht sich, obwohl in einem geringeren Maße, auch auf das Bendasche Gemisch. Ich habe nun aus diesem die Essigsäure vollkommen eliminiert und nur in Chrom-Osmiumsäure fixiert, woraus sich mir die schönsten und kräftigsten Färbungen, gleichgültig ob mit Anilin, Fuchsin, Krystallviolett oder Eisenhämatoxylin, ergaben. Bei der Differenzierung des Anilin-Fuchsins ist eine warme, konzentrierte, wässerige Pikrinsäurelösung in Anwendung gekommen, nach welcher meiner Erfahrung gemäss die elegantesten Bilder zu erhalten sind.

Ich war nun auch bemüht, ein Verfahren zu finden, welches erlauben würde, gleichzeitig in der Zelle den Golgischen Apparat und die Mitochondrien in differenten Farben darstellen zu können. Dies ergibt sich aus einer Kombination der Kopschschen Methode mit der Altmannschen Färbung. Wenn wir aus den

Schnitten, nach Kopsch behandelt, in denen nur der Apparat geschwärzt ist, den Überschuss des reduzierten Osmiums mittels Kali-Hypermanganicum und Oxalsäure derart behutsam entfernen, dass die Apparatschwärzung darunter nicht leidet, und hernach die Altmannsche Anilin-Fuchsin-Färbung mit folgender Pikrinsäuredifferenzierung anwenden, so erhalten wir auf dem hellen grünlichgelben Plasmagrund neben dem schwarzen Apparat die Mitochondrien rot gefärbt. Beide Strukturen zeigen dann also eine vollkommen differente Tingierung und sind leicht, auch in Fällen wo sie sich in ihrer Grösse und Form ziemlich gleich kommen, auseinander zu halten. Ebensogut lässt sich nach dem geschilderten Verfahren auch die Krystallviolettfärbung anwenden, obwohl der Farbenkontrast zwischen Schwarz (Osmium) und Dunkelviolett viel geringer ist. Eisenhämatoxylin ist natürlich in diesem Falle wegen Mangel an Farbenkontrast vollkommen unbrauchbar.

Ausser den erwähnten Methoden habe ich noch für die Ascidien-Ovarien eine Reihe anderer Fixiermittel angewendet, nämlich Sublimat-Essigsäure, Carnoysches, Zenkersches und Flemmingsches Gemisch. Hernach wurden die Schnitte auf verschiedenerlei Weise gefärbt: Eisenhämatoxylin mit Thiazinrot oder Lichtgrün kombiniert, Hämalaun und Eosin, Safranin und Lichtgrün. Obwohl all diesen Fixier- und Färbungsverfahren keine grosse Elektivität zukommt, können sie doch aus Gründen, die in der Einleitung hervorgehoben wurden, sehr wertvoll erscheinen. Ausserdem habe ich mich auch mehrere Male der Biondi-Heidenhainschen Färbung bedient, die für die elektivste gilt, wenn es sich um den Nachweis von Basichromatin handelt. Ein käufliches Biondi-Gemisch hat mir nur eine mangelhafte Färbung gegeben. Hernach habe ich aber mittels eines im Anatomisch-biologischen Institut hergestellten Gemisches mehrere Färbungen vorgenommen und sehr elektive und kontrastvolle Bilder erhalten. Am besten gelingt die Färbung nach Fixierung in Carnoyschem Gemisch oder in Alkohol-Eisessig, obwohl im letzteren Falle die Zellenkonservierung ziemlich viel zu wünschen übrig lässt.

Zum Nachweis des Glykogengehaltes bediente ich mich der Bestaschen Methode. Bei diesem Verfahren wurden die Paraffinschnitte mittels 75 proz. Alkohol auf die Objektträger aufgeklebt und hernach die Färbung vorgenommen. Obwohl diese Methode

sicherere Resultate für Celloidinschnitte geben soll, konnte ich an Paraffinschnitten, nach vorangehender Fixierung in Alkohol oder Carnoyschem Gemisch, ganz kräftige Färbungen erhalten.

Über den Fettgehalt der Zellen habe ich mich mittels der Sudan III-Färbung nach Konservierung in Formalin (Gefrierschnitte) oder an einem in Flemmings Gemisch konservierten Materiale orientiert.

Das Material stammt grösstenteils aus dem Aquarium des Zoologischen Gartens in Berlin. Die Untersuchungen wurden im Anatomisch-Biologischen Institut der Universität Berlin ausgeführt. Die Arbeit selbst wurde in Paris niedergeschrieben. Ich nehme mir die Freiheit, an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen: der hochlöblichen Akademie der Wissenschaften in Krakau für die Verleihung eines Stipendiums für Forschungsstudien im Auslande, dem Direktor des Anatomisch-Biologischen Instituts Berlin, Herrn Geheimrat Professor Dr. Oskar Hertwig, für einen wohleingerichteten Arbeitsraum, den er mir zur Verfügung stellte, Herrn Professor Dr. Heinrich Poll und Herrn Privatdozent Dr. Richard Weissenberg für ihr freundliches Entgegenkommen, dem Direktor des Zoologischen Gartens Berlin, Herrn Professor Dr. Ludwig Heck und dem Kustos dieser Anstalt, Herrn Dr. Oskar Heinroth, für das Material, dem Direktor des Laboratoire pour l'évolution des êtres organisés an der Pariser Universität, Herrn Professor Dr. Maurice Caullery, dem Direktor des Laboratoire d'Embryogénie comparée am Collège de France (Paris), Herrn Professor Dr. Louis Henneguy und Herrn Emanuel Fauvè-Frémiet für ihre Liberalität, mit der sie mir die Bibliotheken ihrer Institute zur Verfügung stellten.

III. Eigene Beobachtungen.

a) Golgischer Apparat.

Im Keimepithel von Ciona intestinalis, dessen Fragment auf Fig. 1 dargestellt ist, finden wir nach Anwendung der Kopschschen Methode folgende Verhältnisse: Man kann im ganzen zweierlei Zellen unterscheiden, deren Dimensionen gering und deren Grösse fast gleich ist, von denen aber die einen ein helleres und nur ganz wenige geschwärzte Gebilde enthaltende

die anderen dagegen ein etwas dunkleres, dicht mit schwarzen Granula besetztes Plasma aufweisen. In den ersteren, an denen man auch nach anderen Methoden nie karyokinetische Figuren beobachten kann, haben wir die jüngsten Entwicklungsstadien der weiblichen Geschlechtszellen, die Ovozyten, vor uns, während die anderen diejenigen Zellen sind, aus denen sich während der Ovogenese die Follikelhüllen entwickeln. Die Entscheidung, ob eine gewisse Zelle der einen oder der anderen Kategorie angehört, ist nicht in jedem Falle leicht; denn man trifft auch Follikelbildner an, deren Plasma erst nur wenige geschwärzte Granula aufweist, wodurch sie dann den Ovozyten in ihrem Aussehen fast gleichkommen. Diese wie auch andere Tatsachen, worauf noch näher eingegangen werden wird, deuten darauf hin, dass beide Zellarten gemeinsamen Ursprungs sind und von undifferenzierten Zellen des Keimepithels resp. der Ovarialwand herstammen.

Wenden wir nun jetzt unser Augenmerk den helleren Zellen, den Ovozyten zu: Wir bemerken in ihnen einen runden Kern, der nach Osmiumfixierung heller als das Plasma erscheint und ausser einem rundlichen Nukleolus sonst keine Struktur erkennen lässt. Ins Plasma, dicht an die Kernperipherie, kommen einige geschwärzte Gebilde zu liegen, deren Zahl sich höchstens auf fünf beläuft und von denen nicht immer alle im Schnitte enthalten sind. Bei schwächerer Vergrösserung zeigen sie oft eine Ähnlichkeit mit Ringen oder Halbringen, bei stärkeren Objektiven erweisen sie sich dagegen meistens als kuppelförmig gebogene Lamellen, oder offenstehende Schalen, oder als allseits geschlossene Hohlkugeln. Da die Schwärzung dieser Gebilde transparent ist, täuschen sie im optischen Schnitt Ringe und Halbringe vor. Die Resistenz der Schwärzung nach Terpentineinwirkung und ihr Ausbleiben nach Fixierung in Chrom-Osmium-Gemischen beweist zur Genüge, dass uns in diesen Gebilden keine Fettablagerungen, sondern Lipoidkörper vorliegen. Wenn wir das Verhalten dieser Gebilde während der ganzen Ovogenese berücksichtigen, so sind wir genötigt, sie für den Golgischen Apparat zu betrachten, was aus den folgenden Zeilen noch mit grösserer Sicherheit hervorgehen wird. Wir treffen nun in den jüngsten Ovozyten den Apparat in diffuser Verteilung an. Die Apparatelemente, die die Form von kleinen lamellen-

förmigen Körpern haben, liegen an verschiedenen Stellen der Kernoberfläche an. Nichts spricht für ihre nukleäre Herkunft, sie reagieren der Osmiumsäure gegenüber vollkommen vom Zellkern verschieden. Von den meisten geschwärzten Kugeln der Follikelbildner unterscheiden sie sich durch ihre Transparenz, während erstere eine undurchsichtige und eintönige Schwärzung aufweisen. Nichtsdestoweniger begegnet man auch in den Follikelbildnern transparenten lamellenförmigen Gebilden, die uns den Golgischen Apparat dieser Zellen darstellen.

Etwas ältere Ovozyten haben wir auf Fig. 2 und auf Fig. 3 (die kleinere Zelle) wiedergegeben. Diese Zellen entstammen auch einem Kopschschen Präparate. In der mittleren Zelle auf Fig. 2 begegnen wir wiederum den lamellenförmigen Apparatelementen, die hier an Zahl und dem jüngeren Stadium gegenüber auch etwas an Grösse zugenommen und an einer Stelle sich zu einem kleinen Häufchen versammelt haben. Auf Fig. 3 (kleinere Zelle) bemerken wir auch an einer Stelle ein kleines Häufchen von Apparatelementen, während andere noch eine diffuse Verteilung zeigen. Im Vergleich mit dem jüngeren Stadium lassen sich nun hier an etwas älteren Ovozyten folgende Änderungen am Golgischen Apparate feststellen: Die Zahl und die Grösse der Apparatelemente ist inzwischen herangewachsen, sie zeigen eine Neigung, sich zu kleinen Häufchen anzusammeln und sich an einer gewissen Stelle der Kernoberfläche zu konzentrieren.

Dass während der Ovogenese hier tatsächlich eine Konzentration der primär diffus verteilten Apparatelemente stattfindet, dafür sprechen ganz unzweideutig ältere Wachstumsstadien, wie wir sie auf Fig. 3 (grössere Zelle) und Fig. 4 abgebildet haben. Auf Fig. 3 sehen wir eine Ovozyte (grössere Zelle), in deren Plasma, an der Kernperipherie, eine ziemlich grosse Ansammlung von Apparatelementen zu sehen ist. Diese Ansammlung besteht aus vielen lamellenförmigen Gebilden, die annähernd in die Mitte der Zelle zu liegen kommen. Sonst, diffus, an anderen Stellen der Kernoberfläche, was für die jüngeren Ovozyten charakteristisch ist, sind in diesen Stadien niemals Apparatelemente anzutreffen. Die Elemente, aus denen die eben erwähnte Ansammlung besteht, liegen meistens ganz lose im Plasma, seltener legen sie sich aneinander an. An Grösse übertreffen sie meistenteils die Apparatelemente der jüngeren Stadien,

an Form kommen sie aber diesen vollkommen gleich. Fig. 4 stellt nun eine Ovozyte dar. die mit derjenigen auf Fig. 3 (grössere Zelle) fast gleichen Alters ist. Ihre Apparatansammlung erscheint etwas dichter. die Apparatelemente liegen näher beieinander. was auf eine weiter fortgeschrittene Konzentration des Apparates hindeutet. Es muss noch bei dieser Gelegenheit erwähnt werden. dass. obwohl für unser Objekt die Konzentration des Apparates eine allgemeine Erscheinung ist. sie dennoch bei verschiedenen Ovozyten nicht immer ganz dasselbe Tempo einzuhalten pflegt, sondern im Gegenteil bei den einen etwas früher, bei den andern etwas später zustande kommt, was auf gewisse, nicht näher zu eruierende individuelle Verschiedenheiten zurückzuführen ist.

Die Konzentration der Apparatelemente, die schon in dem zuletzt geschilderten Stadium grösstenteils stattgefunden hat, schreitet beim weiteren Wachstum der Ovozyte fort. Auf Fig. 5, 6 und 19 haben wir stärker ausgewachsene Ovozyten abgebildet, in denen der schon vollkommen konzentrierte. wie wir ihn nennen wollen. der komplexe Apparat, zu sehen ist. Fig. 5 und 6 zeigen uns Bilder, wie sie bloss nach der Kopschschen Methode zu erhalten sind. Fig. 19 entstammt dagegen einem Präparate, an dem nach der Kopschschen Methode die Altmannsche Färbung vorgenommen wurde. Die Mitochondrien (rote Körnchen), die hier auch zur Darstellung gebracht worden sind, lassen wir einstweilen beiseite. Auf all diesen drei Figuren erscheint uns der geschwärzte Apparat als ein komplexes Gebilde, welches in der Mitte der Zelle Platz findet und dem Zellkerne von aussen aufgelagert ist. Er besteht auch hier aus lamellenförmigen Elementen, die jetzt aber nicht mehr lose im Plasma liegen, sondern grösstenteils mittels feinen, geschwärzten Fädchen miteinander verbunden sind, was dem Apparate den Charakter eines netzartigen Gebildes verleiht. Dieses Apparatnetz lässt in seiner Mitte, was auf Fig. 6 und 19 zu sehen ist, einen Plasmabezirk frei. der seinerseits wie durch eine gitterförmige Kapsel umschlossen wird. An diesen Wachstumsstadien bekommt man schon nach der Kopschschen Methode ziemlich grosse schalenförmige Gebilde zu Gesicht. die keine Osmiumschwärzung aufweisen. im Plasma in der nächsten Umgebung des Zellkernes gelagert sind und durch ihre etwas dunklere Färbung sich vom

hellen Plasmagrund abheben. Dies sind die Dotterkerne, die wir auf Fig. 5, 6 und 19 abgebildet sehen. Ohne jetzt genauer auf ihren Bau einzugehen, was im folgenden Kapitel geschehen soll, erlauben wir uns hier nur auf die gegenseitige Topographie aufmerksam zu machen, die sich bei verschiedenen Ovozyten dieses Stadiums zwischen dem Apparate und dem Dotterkerne feststellen lässt. In den weitaus meisten Fällen liegt der Apparat neben dem Dotterkerne, in einer gewissen Entfernung von ihm (Fig. 19), daneben treffen wir Ovozyten an, in denen beide Gebilde dicht aneinander geschmiegt sind, oder der Dotterkern teilweise von dem Apparate umgriffen wird (Fig. 6); der innige Kontakt beider Strukturen kann sogar noch weiter gehen, indem ein Teil des Apparates in das Innere des Dotterkernes eindringt, was auf Fig. 5 zu sehen ist. Eine Erklärung für diese Topographievarianten ist natürlich schwer zu geben, wir begnügen uns damit, sie hier bloss anzuführen. Wir vermuten auch, dass ihnen kaum ein grösserer Wert beizumessen ist, denn wichtige physiologische Beziehungen würden, wie uns scheint, in demselben Stadium keinen so grossen Variationen unterliegen können. *Was uns für den Apparat dieses Stadiums charakteristisch erscheint, das ist sein komplexes Auftreten und sein netzähnlicher Bau, in den er aus dem primären diffusen Zustand allmählich übergegangen ist und der mit der Basophilie des Zellenplasmas zusammenhängt*, worüber in den nächsten Kapiteln nachzulesen ist.

Von diesem Stadium angefangen löst sich der komplexe Apparat wiederum allmählich in seine Elemente auf und gerät auf diese Weise in den sekundären diffusen Zustand. Die Figuren 20, 21, 22, 23 und 25 geben uns darüber einen näheren Aufschluss. Auf dem Stadium, welches auf Fig. 20 abgebildet ist, hat der Apparat wiederum seinen Netzcharakter verloren, seine Elemente liegen lose, aber noch ziemlich nahe beieinander und scheinen teilweise in kleinere Partikelchen zerfallen zu sein, die ihrer Grösse nach vollkommen den roten Mitochondrien gleich sind und nur durch ihre schwarze Färbung von den letzteren sicher unterschieden werden können. Auf einem älteren Stadium (Fig. 21) scheint der Apparat an Masse zuzunehmen, seine Elemente haben jetzt

grösstenteils das Aussehen kleiner schwarzer Granula und Schollen, die einen ziemlich grossen, zentralen Bezirk des Zellenplasmas einnehmen und zwischen sich apparatfreie Plasmapartien lassen. Auf älteren Stadien (Fig. 22) schreitet die diffuse Verteilung der Apparatelemente weiter fort; sie erstrecken sich auf einen noch grösseren Plasmabezirk, dringen zwischen die roten Mitochondrien und die viel grösseren, roten, grauen und schwarzen Dotterkugeln ein und umgreifen halbmondförmig den Kern. Auf Fig. 23 haben wir eine etwas ältere Ovozyte als auf Fig. 22 abgebildet. Die kleinen schwarzen Apparatelemente umgreifen hier den Zellkern fast rund herum und sind mit Ausnahme eines ziemlich dünnen Streifens an der Zellenperipherie im ganzen Plasma zwischen den Dotterkugeln und den Mitochondrien verteilt. Ihrer Zahl nach scheinen sie im Vergleiche mit dem jüngeren Stadium (Fig. 22) abgenommen zu haben, was sich noch viel deutlicher an vollkommen ausgewachsenen, stark mit Dotterkugeln beladenen Ovozyten bemerken lässt. Auf Fig. 25, welche das nämliche Stadium darstellt, finden wir zwischen den schwarzen Dotterkugeln, im ganzen Plasma, seine periphere Partie ausgenommen, kleine Granula, die hier nur in ziemlich geringer Zahl vorhanden und von den roten Mitochondrien durch ihre Schwärzung zu unterscheiden sind: Dies sind die Apparatelemente der ausgewachsenen Ovozyte, der in dieser Beziehung auch das junge Ei, vor der Entwicklung der Richtungskörper, gleich kommt. *Zu Ende der Ovogenese unterliegt somit bei unserem Objekte der sekundär diffuse Apparat einer ziemlich weit gehenden Massenreduktion, indem nur wenige granulaförmige Elemente von ihm zurückbleiben, die aber auch im jungen Ei nachzuweisen sind.*

Auf den vorangehenden Seiten haben wir uns fast ausschliesslich mit den Veränderungen beschäftigt, denen der Apparat selbst während der Ovogenese unterliegt; in welcher Beziehung diese Veränderungen zu anderen Plasmakomponenten und zu anderen Metabolien des Plasmas stehen, darauf wird erst dann eingegangen werden können, nachdem wir uns mit diesen Komponenten und Metabolien bekannt gemacht haben. Darüber ist im Kapitel III d „Dotterbildung“ und im Kapitel III e „Grundplasma“ nachzulesen.

Derweilen möchten wir noch die Frage beantworten, wie sich der Golgische Apparat anderen Fixiermitteln und anderen Farbstoffen gegenüber verhält. Nach Sublimat-Eisessig- und Zenker-Fixierung bleibt er höchst wahrscheinlich wenigstens teilweise in der Zelle erhalten. Wenn wir nach diesen Fixierungen die Eisenhämatoxylin-Färbung anwenden, so finden wir um den Kern herum, in Stadien, wo der Apparat in komplexer Form auftritt, ein schwarz gefärbtes Gerinnsel, in dem ganz sicher uns die Mitochondrien vorliegen, während an einer Stelle ein etwas dunkler gefärbter Plasmabezirk wahrzunehmen ist, der aus flockenartigen, undeutlich konturierten Gebilden besteht. Denselben Plasmabezirk, der wie eine Plasmaverdichtung erscheint, treffen wir in der Nähe des Kerns auch nach Fixierung in Flemmings Gemisch (Fig. 7) und Eisenhämatoxylin-Färbung an. Diese Verdichtung entspricht, wie wir uns überzeugt haben, ihrer Lage nach dem komplexen Apparat, ob aber diese dunkel gefärbten Flocken direkt den Apparatelementen entsprechen, oder nur ein verdichtetes, stärker chromatisches Plasma, welches zwischen den Apparatelementen Platz nimmt, darstellen, darüber kann man nach Sublimat- und Zenkerfixierung nicht vollkommen ins klare kommen. Viel leichter sind die Verhältnisse zu verstehen, die sich aus der Carnoy-Fixierung ergeben. Nach dieser Behandlung wird nämlich der Apparat ausgelaugt, so dass seine Stelle im Plasma durch einen hellen Fleck, durch sein Negativ, angedeutet wird, welches auf Fig. 33 zu sehen ist. Im Umkreise dieses Negatives befindet sich hier eine chromatische Plasmaverdichtung und dieselbe ist auch auf Fig. 11, wo das Apparatnegativ in Form von hellen Kanälen erscheint, wahrzunehmen. Hier haben wir also die Sicherheit, dass die Plasmaverdichtung nicht von den Apparatelementen, sondern von dem speziell in ihrer Umgebung stark chromatischen Grundplasma herrührt, welche Deutung wir auch geneigt wären, den Sublimat- und Zenkerbildern zu geben. Nach allem, was gesagt wurde, scheint uns die Annahme am wahrscheinlichsten zu sein, dass bei unserem Objekte sich der Apparat im Zustande der Konzentration nicht mittels gewöhnlicher Fixiermittel und Farbstoffe darstellen lässt und sich somit ähnlich wie der Apparat der Wirbeltiere verhält. In Stadien, wo er sich im primär und sekundär diffusen Zustande befindet, kann man über sein Ver-

halten nach gewöhnlichen mikrotechnischen Methoden nichts Sicheres aussagen.

b) Dotterkerne.

In einer Reihe von jüngeren Wachstumsstadien sind nach der Kopschschen Methode im Plasma der Ovozyten überhaupt keine Dotterkerne wahrzunehmen, wofür der Grund in der vollkommen homogenen Fixierung des Plasmas zu suchen wäre. Erst an älteren Ovozyten, in denen der Apparat in komplexer, netzartiger Form (Fig. 5, 6) auftritt, und deren Plasma etwas weniger homogen erscheint, treffen wir in der Nähe des Kerns und des Apparats ziemlich grosse, schalen- oder hohlkugelförmige Gebilde an, die uns die Dotterkerne dieser Zellen darstellen. Werden aber Kopschsche Präparate mittels des Altmannschen Fuchsins nachgefärbt, so überzeugen wir uns, dass diese Dotterkerne schon in den allerjüngsten Ovozyten vorhanden sind. Fig. 15 gibt uns darüber einen näheren Aufschluss: In den kleinen, nach unten gelegenen Ovozyten bemerken wir im Plasma dicht an der Kernperipherie, neben den geschwärzten Apparatelementen fast ebenso grosse runde und ovale, intensiv rot gefärbte Gebilde, in denen wir die Dotterkerne dieses jüngsten Wachstumsstadiums erkennen. Ihrer Form nach sind sie von den lamellenartigen Apparatelementen verschieden, indem sie als kompakte, abgerundete Granula erscheinen. Ihrem tinktoriellen Verhalten nach sind sie den Mitochondrien gleich; nichts konnte auch beobachtet werden, was für eine extrazelluläre oder nukleäre Herkunft dieser Gebilde sprechen würde. Wir müssen sie angesichts dessen für plasmatische, vom Anfange der Ovogenese an schon in den Zellen vorhandene Strukturen ansehen, die ihrer Tinktionsaffinität wegen den Mitochondrien ziemlich nahe kommen. Mit dem Wachstum der Ovozyte nehmen auch sie allmählich an Grösse zu, behalten aber in allen jüngeren Stadien (Fig. 15) ihre intensive Mitochondrienfärbung bei. Bei etwas älteren Ovozyten (Fig. 16, untere Zelle) pflegen sie oft in ihrem Bau eine gewisse Differenzierung zu zeigen, indem an ihnen eine median gelegene, hellere Partie und eine dunkel gefärbte, periphere Schicht sich unterscheiden lässt. In ihrem Wachstumstempo zeigen sie ziemlich grosse Differenzen, was am besten auf Fig. 17, in der kleineren nach unten gelegenen Zelle, zu sehen ist. Hier finden wir zwei Dotterkerne, von denen der eine noch klein und intensiv rot gefärbt

ist, während der andere schon bedeutend an Grösse zugenommen hat und eine hellere Tingierung aufweist. Sobald die Dotterkerne etwas herangewachsen sind und viele von ihnen die vorher erwähnte Differenzierung zeigen, erscheinen an ihrer Peripherie und hernach in ihrer nächsten Umgebung kleine intensiv rot gefärbte Granula, die in den allerjüngsten Ovozyten nicht wahrzunehmen sind und die uns die Mitochondrien darstellen. An der Stelle, wo in den jüngeren Stadien am Dotterkern eine tiefrot gefärbte periphere Schicht zu sehen war (Fig. 16), finden wir in älteren Ovozyten eine rote Körnerschicht (Fig. 17), deren Elemente den im Plasma gelegenen Mitochondrien gleich kommen. Die mikroskopischen Bilder können nun, wie uns scheint, nur auf diese Weise gedeutet werden, dass die Mitochondrien, die den allerjüngsten Ovozyten fehlen, sich während des weiteren Wachstums der Zellen aus den Dotterkernen entwickeln und in das Plasma übergehen. Während immerfort neue Mitochondrien gebildet werden, nimmt einerseits die Grösse der Dotterkerne, deren Peripherie dicht mit Mitochondrien besetzt ist, allmählich zu (Fig. 17, 18, 24), während andererseits ihre Affinität zu den Mitochondrienfarbstoffen (dasselbe zeigen uns auch Krystallviolett-Präparate) in dem gleichen Maße verloren geht und die Dotterkerne hernach als gelblich gefärbte Körper erscheinen. Dieser Metabolismus, der sich an den Dotterkernen durch den Wechsel der Farbstoff-Affinität dokumentiert, würde nun dahin zu deuten sein, dass nachdem die Mitochondriensubstanz in ihnen erschöpft und an das Plasma abgegeben wurde, sie die für die Mitochondrien charakteristische Farbstoff-Affinität verlieren. In älteren Ovozyten wird auch die topographische Beziehung zwischen den Dotterkernen und den Mitochondrien immer loser, indem die periphere Mitochondrienschicht, die an den Dotterkernen jüngerer Stadien wahrzunehmen ist, fast vollkommen verloren geht (Fig. 19, 20).

In den vorangehenden Zeilen haben wir eine Entwicklung der Mitochondrien aus den Dotterkernen angenommen, was mit den meisten und wie mir scheint richtigen Literaturangaben, nach denen die Mitochondrien als primäre und nicht Derivatstrukturen aufzufassen sind, nicht im Einklange steht. Deswegen wollen wir auf diese Frage noch etwas näher eingehen. Die

vorangehende Schilderung der Mitochondrienentwicklung war bloss eine Beschreibung der mikroskopischen Bilder, und wir möchten bemerken. dass dieser Vorgang vielleicht richtiger auf eine andere Weise zu deuten wäre: Man kann, wie mir scheint mit Recht annehmen, dass die kleinen roten Dotterkerne der jungen Ovozyten eben nur wegen ihrer spezifischen Farbstoff-Affinität das Chondriom dieser Zellen darstellen und dass während des Zellenwachstums, aus diesem Chondriom, welches aus einigen kleinen Mitochondrienkörpern besteht, einerseits die kleinen granulaförmigen Mitochondrien und andererseits die eigentliche Substanz der Dotterkerne produziert wird. In dieser Auffassung würden die Dotterkerne als Chondriomderivate anzusehen sein und diese Deutung würde dann mit den Literaturangaben im Einklang stehen. Fassen wir aber bloss die Tatsachen ins Auge, so ergibt sich jedenfalls als sicher, dass die granulaförmigen Mitochondrien und die Dotterkerne gemeinsamen Ursprungs sind und sich aus roten rundlichen Körpern entwickeln, die uns zugleich Mitochondrienkörper und jüngste Wachstumsstadien der Dotterkerne darstellen.

So lange die Dotterkerne eine rote oder rötliche Färbung aufweisen, erscheinen sie grösstenteils als kompakte Kugeln, die der Kernmembran direkt aufsitzen. Nachdem nun aber aus ihnen die Mitochondriensubstanz gewichen ist, ändern sie in den älteren Ovozyten ganz erheblich ihre Form und ihren Bau. In ihrem Innern entstehen allmählich helle Bezirke (Fig. 18), deren Färbung derjenigen des Plasmas gleichkommt und die von den peripheren Partien der Dotterkerne wie durch eine Kapsel allseits umschlossen werden. Die Wand dieser Kapsel, die wie eine Hohlkugel erscheint, ist aus mehreren Schichten, welche gewisse Farbendifferenzen zeigen, zusammengesetzt (Fig. 20, 6). Grösstenteils ist diese Kapsel allseits geschlossen, in einigen Fällen konnte ich aber Öffnungen wahrnehmen (Fig. 5), durch welche ihr Innenraum mit dem Plasma im Zusammenhang steht und durch welchen manchmal der Golgische Apparat in ihr Inneres eindringt. Bevor noch die Dotterkerne diese Kapselform angenommen haben entwickeln sich aus ihnen ganz eigentümliche Stiele, mittels welcher sie der Kernmembran aufsitzen. Meistens besitzt ein Dotterkern nur einen Stiel (Fig. 17, 24, 9, 10, 33), daneben treffen wir aber auch solche an, an denen zwei (Fig. 18, 19, 28),

oder sogar drei Stiele (Fig. 11) zu sehen sind. Es fragt sich nun, welche Bedeutung diesen Stielen zukommen könnte und ob sie nicht in einer gewissen Beziehung zu den Kernstrukturen stehen. In einigen Fällen konnten wir beobachten, dass der Nukleolus knapp unter die Kernmembran, an diejenige Stelle zu liegen kam, wo sich an ihr von aussen der Stiel des Dotterkernes anheftet (Fig. 24). Da nun aber diese Fälle ziemlich selten vorkommen und die Nukleolen sehr oft in einer gewissen Entfernung von der Kernmembran Platz nehmen, würden wir es hier nur mit einem zufälligen Zusammentreffen beider Gebilde zu tun haben. Anders steht es dagegen mit der Beziehung der Dotterkernstiele zum Chromatingerüst des Zellkernes: Wenn wir uns Eisenhämatoxylinbilder nach Flemming- (Fig. 7), oder nach Carnoy-Fixierung, oder Biondi-Bilder (Fig. 28, 33) ansehen, so gewinnen wir sehr oft den Eindruck, als ob sich die Dotterkernstiele direkt in die Chromatinstränge des Zellenkernes fortsetzten. Obwohl diese Auffassung natürlich falsch wäre, indem die Kopsch-Altmannschen Bilder (Fig. 19, 17, 18) für eine vollkommene Verschiedenheit beider Gebilde sprechen, was, wie uns scheint, in diesem Falle ausschlaggebend ist, so kann doch als Tatsache festgestellt werden, dass längs der Kernmembran die Dotterkernstiele mit dickeren Strängen des Chromatingerüstes zusammentreffen. Angesichts dessen könnte man annehmen, dass durch diese Stiele gewisse Kernsubstanzen, die die Kernmembran in einem flüssigen Zustande passieren, den Dotterkernen zugeführt werden und ihr Wachstum fördern. Beobachten wir die Dotterkerne an sehr dünnen Schnitten (Fig. 9, 10), so finden wir in ihnen kleine Granula und Schollen, die in ihrem Aussehen den Chromatinpartikelchen des Zellkernes gleichen und vielleicht die zugeführten Kernsubstanzen darstellen könnten. Da die Entwicklung der Dotterstiele schon zu einer Zeit erfolgt, wo die Dotterkerne noch nicht vollkommen ihre Mitochondriensubstanz abgegeben haben, könnte auch vermutet werden, dass die durch diese Stiele zugeführten Kernsubstanzen an dem Wachstum der Mitochondriensubstanz auf irgend eine Weise beteiligt sind und somit auch bei der Entwicklung der Mitochondrien eine gewisse Rolle spielen. Nach all dem Gesagten scheint mir somit die Auffassung plausibel zu sein, dass die Dotterkernstiele als Transporteinrichtungen zu deuten sind, wofür ihre

Strangform und ihre Beziehung zum Chromatingerüst sprechen würde.

Nachdem die kapselförmigen, mit Stielen ausgerüsteten Dotterkerne in ihrem Wachstum ihr Maximum erreicht haben, was gleichzeitig mit der vollendeten Apparatkonzentration stattfindet (Fig. 19), beginnen sie allmählich in Degeneration zu verfallen, die parallel mit der Auflösung und Zersplitterung des Apparates (Übergang in den sekundär diffusen Zustand) fortschreitet. Da man in den jüngeren Ovozyten mehrere Dotterkerne (3—5) zu Gesicht bekommt, in den älteren aber nur gewöhnlich einen, seltener zwei antrifft, so muss angenommen werden, dass eine Anzahl der Dotterkerne noch vor dem Stadium mit komplexem Apparate degeneriert und dass diese überhaupt nie die Dimensionen der Dotterkerne, welche Ovozyten mit komplexem Apparat zukommt, erreichen. Leider verläuft die Degeneration dieser Dotterkerne in den jüngeren Stadien auf eine so unmerkliche Weise, dass man sie im mikroskopischen Bilde nicht verfolgen kann. Sie lässt sich nur aus der herabgesetzten Zahl der Dotterkerne in den älteren Ovozyten mit komplexem Apparat erschliessen. Im Gegensatz dazu kann man die Degeneration der Dotterkerne, die bis zu diesem Wachstumsstadium der Ovozyten erhalten blieben, leicht an Präparaten verfolgen. Sobald die Auflösung des Apparates begonnen hat (Fig. 20), verlieren die Dotterkerne ihre Stiele und entfernen sich vom Zellkerne in der Richtung gegen die Zellenperipherie. Während dieser Wanderung zerfällt die Dotterkernkapsel in mehrere Teile (Fig. 21, 31, 34), ihr Inhalt nimmt eine dunklere Färbung an und verwandelt sich in einen schollenförmigen Körper, der in die Mitte zwischen die Kapseltrümmer zu liegen kommt. Bei älteren Ovozyten schreitet die Degeneration dieser Gebilde weiter fort, sie zerfallen in kleinere Partikelchen (Fig. 23, 32), die unweit von der Zellenperipherie Platz nehmen und hernach spurlos verschwinden.

Wir haben nun bei unserem Objekte die Dotterkerne als plasmatische Strukturen kennen gelernt, die mit den Mitochondrien gemeinsamen Ursprungs sind, zu den Zellkernen in eine sehr intime topographische und wahrscheinlich auch physiologische Beziehung (Aufnahme von Kernsubstanzen durch die Stiele, was für den Anwuchs der Mitochondriensubstanz von Bedeutung zu sein scheint) treten und gegen das Ende der Ovogenese in Degeneration verfallen.

c) Mitochondrien.

Im vorangehenden Kapitel haben wir schon eingehend über die Entwicklung der kleinen, granulaförmigen Mitochondrien berichtet. Wie bekannt, verlassen sie allmählich die Dotterkerne und gehen ins Plasma über, wo sie in den jüngeren Stadien in die nächste Umgebung des Zellenkernes und der Dotterkerne zu liegen kommen (Fig. 17). Beim weiteren Wachstum der Ovozyte, währenddem die Konzentration des primär diffusen Apparates stattfindet, nehmen sie bedeutend an Zahl zu und bilden eine Art von Mitochondrienlager, welches den Kern, den Apparat und den Dotterkern fast allseits umgibt (Fig. 24). Auf Fig. 19 haben wir eine Ovozyte mit komplexem Apparat abgebildet: Im Plasma dieser Zelle sehen wir die roten Mitochondrien auf die zentrale Partie des Plasmas begrenzt, während in der Nähe der Zellenperipherie sie fast vollkommen fehlen. Ihrer Form und Grösse nach sind sie den Mitochondrien der jüngeren Wachstumsstadien gleich, indem sie auch hier ihre Granulagestalt behalten haben. An vielen Stellen kann man eine reihenartige Anordnung der Mitochondrien wahrnehmen, wobei diese Reihen in radialer Richtung orientiert sind und uns die Art, nach welcher die Mitochondrien gegen die Zellenperipherie vordringen, illustrieren. Der Umstand, dass die Mitochondrien eine Reihenanordnung zeigen (wobei es bei unserem Objekte nicht zur Entwicklung von Chondriomiten kommt), würde vielleicht dafür sprechen, dass sie einem Plasmagerüste eingelagert sind, welches wegen Überfixierung mit Osmiumsäure an Kopschschen Bildern nicht zu sehen ist; Biondi-Bilder nach Carnoyscher Fixierung, nach welcher gelegentlich die Mitochondrien tadellos erhalten bleiben und nach welcher im Plasma ein dichtes Gerüst (Spongioplasma) sich wahrnehmen lässt, scheinen diese Annahme zu rechtfertigen. Für die Topographie der Mitochondrien auf dem Stadium Fig. 19 ist es noch charakteristisch, dass sie nie zwischen die Apparatelemente eindringen und auch immer das Innere der oft offenstehenden Dotterkernkapseln frei lassen.

Während nun das Wachstum der Ovozyte fortschreitet und die Auflösung des Apparates beginnt (Fig. 20), nehmen die Mitochondrien ganz bedeutend an Zahl zu und besetzen auch die peripheren Partien des Plasmas. Dieser Zustand lässt sich auch für ältere Ovozyten feststellen, in denen die Auflösung des

Apparates noch weiter fortgeschritten ist (Fig. 21). Von diesem Stadium angefangen, nimmt die Zahl der Mitochondrien ziemlich gewaltig ab, was mit der Dotterbildung (vide das folgende Kapitel) im Zusammenhang steht. Mit dem Auftreten der Dotterkugeln wandert die grösste Zahl der Mitochondrien gegen die Zellenperipherie zurück (Fig. 23, 25), während in den zentralen Partien des Plasmas nur wenige von ihnen zurückbleiben. Ähnlich wie in den jüngeren, kann auch in sämtlichen älteren Wachstumsstadien an vielen Stellen eine reihenartige Anordnung der Mitochondrien wahrgenommen werden, was für das weitere Bestehen der angenommenen Beziehung zum Plasmagerüst spricht. Auch in den älteren Stadien bleiben die an der Dotterbildung unbeteiligten Mitochondrien ihrer Form nach unverändert und erscheinen immer als kleine Granula, was sich für die sämtlichen ovogenetischen Stadien unseres Objektes feststellen lässt.

Im folgenden gehen wir noch etwas auf das Verhalten der Mitochondrien anderen Fixier- und Färbungsmethoden gegenüber ein. Nach Flemming-Fixierung und Eisenhämatoxylinfärbung erhalten wir Bilder, wie sie auf Fig. 7 und 13 dargestellt sind. In so behandelten Zellen treffen wir neben granulaförmigen, isoliert gelegenen Mitochondrien auch perlschnurartige Chondriomiten und glatt konturierte, stäbchenförmige Chondriokonten an, die auch nach Fixierung in Bendas Gemisch oft in den Ovozyten zu finden sind. Das Auftreten dieser Strukturen möchten wir auf eine teilweise Verquellung der granulaförmigen Chondriomiten zurückführen. Da nämlich die Mitochondrien an vielen Stellen ziemlich dicht nebeneinander liegen und reihenartig angeordnet sind, treten sie nach einer teilweisen Verquellung in Kontakt und fliessen zu perlschnurartigen Chondriomiten oder, bei etwas weiter fortgeschrittener Verquellung, zu stäbchenförmigen Chondriokonten zusammen, was wir auch an den Blutkörperchen von Ciona beobachtet haben (Fig. 12). Wir können nun diese Strukturen bei unserem Objekt für nicht dem wirklichen Tatsachenbestande entsprechend ansehen und müssen sie für artifiziell verändert betrachten, wofür eine Zahl von Präparaten, die wir nach Kopschscher und Chrom-Osmium-Fixierung erhalten haben und an welchen die Mitochondrien in sämtlichen ovogenetischen

Stadien als rundliche Granula erscheinen, spricht. Die Fig. 7 und 13 scheinen mir noch aus einem anderen Grunde eine genauere Betrachtung zu verdienen; sie täuschen uns nämlich eine Chromatinemission vor, indem an ihnen die Mitochondrien aus dem Kerne ins Plasma hinüberzuwandern scheinen. Dass diese Deutung vollkommen falsch wäre, dafür sprechen die Fig. 15 bis 25, an denen die Mitochondrien elektiv dargestellt sind, während vom Chromatinnetze des Kernes nichts zu sehen ist, ein Beweis, dass beide Strukturen verschieden sind. Würden wir in diesem Falle eine Chromatinemission annehmen, so würden wir denselben Fehler begehen, der so vielen Chromidienarbeiten anhaftet.

Für die Mitochondrien unseres Objektes ist es weiter charakteristisch, dass sie manchmal auch nach Carnoyscher Fixierung in den jüngeren Zellen erhalten bleiben und sich mit Biondis Gemisch intensiv rot tingieren lassen (Fig. 26—28, 33), was für einen grossen Gehalt an Eiweisskörpern zu sprechen scheint, während sie sich in demselben Schnitte in älteren Stadien (Fig. 31, 32, 34) nicht nachweisen lassen, was auf eine gewisse Metabolie, die sie am Ende der Ovogenese durchmachen, zurückzuführen sein würde. Über den Lipoidgehalt der Mitochondrien unterrichtet uns die Sjövallsche Methode, nach welcher der Apparat ungeschwärzt bleibt, während die Mitochondrien eine kräftige Schwärzung aufweisen. Auf Fig. 8 haben wir eine Ovozyte abgebildet, in deren Plasma zwischen den Dotterkugeln kleine Granula gelegen sind, die uns die geschwärzten Mitochondrien darstellen, während am Kerne eine halbmondförmige helle Partie zu sehen ist, die der Stelle, an welcher der in diesem Stadium in Auflösung begriffene Apparat liegt, entspricht.

d) Dotterbildung.

Die Entwicklung der Dotterkugeln erfolgt bei unserem Objekte auf eine ziemlich einfache Weise. In Ovozyten, in denen die Auflösung des komplexen Apparates begonnen hat (Fig. 20), wachsen an verschiedenen Stellen des Plasmas manche Mitochondrien zu etwas ansehnlicheren Kugeln heran, wodurch eben die Dotterbildung eingeleitet ist. In älteren Stadien wird die Zahl der herangewachsenen Mitochondrien immer grösser (Fig. 21), auch die Kugeln des jüngeren Stadiums schreiten derweilen in

ihrem Wachstum fort und verwandeln sich in ziemlich gro rundliche Gebilde, von denen mehrere auf Fig. 21 zu sehen sind, und uns die fertigen Dotterkugeln darstellen. Indem immer mehr Mitochondrien das geschilderte Wachstum durchmachen, wird die Zahl der Dotterkugeln immer grösser, so dass sie in älteren Stadien fast das ganze Plasma erfüllen und nur seine peripheren Partien, in denen sich jetzt die an der Dotterbildung unbeteiligten Mitochondrien grösstenteils angesammelt haben, freilassen. Wir haben also bei unserem Objekte mit einer direkten Umwandlung des Mitochondriums in eine Dotterkugel zu tun. Das Wachstum des Mitochondriums, welches zur Entwicklung einer Dotterkugel führt, kann natürlich nur auf diese Weise geschehen, dass gewisse Substanzen aus dem Plasma in das Granulum aufgenommen werden, wodurch es eben sein Volumen vergrössert. Die Aufnahme dieser Substanzen muss eine Metabolie des Granulums verursachen, die sich auch im mikroskopischen Bilde erkennen lässt. Die ausgewachsene Dotterkugel zeigt noch zuerst an Kopsch-Altmann-Präparaten die typische Mitochondrienreaktion, indem sie sich intensiv mit Anilin-Fuchsin färbt, hernach wird aber ihre Affinität zu diesem Farbstoffe viel geringer. Über den Metabolismus, dem das wachsende Mitochondrium unterliegt, unterrichten uns noch viel deutlicher die Biondi-Bilder nach Carnoy-Fixierung. Da dieses Gemisch ein Lösungsmittel für Lipoide ist, so orientieren uns diese Bilder bloss über den Metabolismus der Eiweisssubstanz. Wir sehen nun an ihnen, dass während die Mitochondrien sich kräftig rot färben (Fig. 33), die Dotterkugeln in den jüngeren Ovozyten einen Mischton annehmen (Fig. 30, 28), in den älteren dagegen eine rötliche Tingierung aufweisen (Fig. 32). Daraus ergibt sich zur Genüge, welchen durchgreifenden Änderungen das wachsende Mitochondrium, hauptsächlich seine Eiweißsubstanz, unterliegen muss, obwohl über den Chemismus dieser Metabolien nichts Sicheres ausgesagt werden kann. Über das Verhalten des zweiten Hauptbestandteiles des Mitochondriums während seines Wachstums, nämlich des Lipoides, unterrichten uns Sjövall-Bilder (Fig. 8). Auf solchen Präparaten finden wir im Plasma neben den schwarzen Mitochondrien auch alle ihre Wachstumsstadien und die Dotterkugeln mehr oder weniger intensiv geschwärzt, ein Beweis, dass während des Metabolismus,

welcher zur Entwicklung der Dotterkugeln führt, die Lipoidsubstanz des Mitochondriums nicht vollkommen verloren geht, indem sich ihre Anwesenheit in den Dotterkugeln eben durch die Schwärzung derselben manifestiert. Dass nun diese Schwärzung ähnlich wie die der Mitochondrien auf Lipoid- und nicht eventuell auf Fettgehalt zurückzuführen ist, ergibt sich aus ihrer Resistenz dem Terpentin gegenüber.

Nachdem wir nun die genetische Beziehung, die sich zwischen den Mitochondrien und den Dotterkugeln feststellen lässt, kennen gelernt haben, möchten wir noch an Hand der Kopschschen Bilder auf das Verhältnis, in welchem die Dotterkugeln zu dem Golgischen Apparat verbleiben, eingehen, worüber, soviel ich weiss, bis jetzt nichts bekannt ist. Betrachten wir die Fig. 22: Wir finden das Plasma dieser Zelle mit Dotterkugeln erfüllt, welche in den peripheren Partien rot gefärbt erscheinen, während diejenigen von ihnen, die in der nächsten Nachbarschaft und zwischen den geschwärzten Partikelchen des aufgelösten Apparates liegen, eine graue bis schwarze Färbung aufweisen. Man kann direkt beobachten, wie sich die Apparatpartikelchen an die Dotterkugeln anlegen und sie haubenförmig umgreifen, wobei dann die Dotterkugeln eine mehr oder weniger intensive Schwärzung zeigen. In dem Maße, wie sich die Apparatelemente auf einen grösseren Plasmabezirk ausbreiten, ergreift die Schwärzung auch einen grösseren Teil der Dotterkugeln (Fig. 23); viele von ihnen zeigen jetzt eine intensivere Schwärzung, anderen sitzen haubenförmig Apparatelemente auf. Sobald sich der Apparat bei älteren Ovozyten im ganzen Plasma zerstreut und zugleich auch eine bedeutende Massenreduktion erfahren hat, finden wir sämtliche Dotterkugeln, mit Ausnahme der am meisten peripher gelegenen, mehr oder weniger stark geschwärzt (Fig. 25); im jungen Ei sind überhaupt nur geschwärzte Dotterkugeln anzutreffen. Alle diese Bilder deuten nun, wie uns scheint, ganz sicher darauf hin, dass der Apparat am Aufbau des Dotters beteiligt ist und dass die Massenreduktion, der er zu Ende der Ovogenese unterliegt, dadurch verursacht wird, dass der grösste Teil seiner Elemente in die Dotterkugeln übergeht, worauf auf den Kopschschen Präparaten eben ihre Schwärzung zurückzuführen ist.

Denn dass die Schwärzung der Dotterkugeln auf den Sjövallschen Präparaten mit derjenigen auf den Kopschschen nicht identisch ist, ergibt sich aus folgendem: Nach der ersten Methode bekommt man nur eine Mitochondrien-, nach der zweiten nur eine Apparatschwärzung, die Topographie beider Strukturen ist auf den Stadien, wo die Auflösung des Apparates und die Dotterbildung begonnen hat (Fig. 20, 21), so verschieden, dass eine gegenseitige Verwechslung dieser Strukturen ausgeschlossen ist, was übrigens zur Genüge auch aus den Kopsch-Altmannschen Präparaten resultiert; auf den Sjövallschen Bildern erscheinen die geschwärzten Dotterkugeln an verschiedenen Stellen des Plasmas, auf den Kopschschen dagegen nur zuerst in der nächsten Umgebung des Apparates. Alle diese Tatsachen scheinen uns zu beweisen, dass die Schwärzung der Dotterkugeln auf den Sjövallschen Präparaten von derjenigen auf den Kopschschen verschieden ist und im ersten Falle durch das Mitochondrien-, im zweiten durch das Apparatlipoid verursacht wird.

Wir sind somit zu einem Resultat gelangt, welches uns ziemlich interessant erscheint. Wir haben für unser Objekt angeben können, dass die Dotterkugeln, die das Reservematerial des sich entwickelnden Embryos darstellen, aus Mitochondrien- und Apparatsubstanz bestehen. Während der Embryonalentwicklung findet nun sehr wahrscheinlich, worauf die Untersuchungen van der Strichts an Noctula (vide meine Ascaris-Arbeit) hindeuten, ein stärkerer Anwuchs und Regeneration der Apparat- und vielleicht auch der Mitochondrialsubstanz statt. Diese Regeneration würde nun, wie wir vermuten, auf diese Weise zustande kommen, dass der Dotter die in ihm enthaltene Apparat- und Mitochondrialsubstanz an die in der sich furchenden Eizelle in geringer Menge vorhandenen Apparat- und Mitochondrienstrukturen abgibt und sich dadurch an der Massenzunahme dieser Strukturen beteiligt. Die Auflösung und der Verbrauch des Dotters während der Embryonalentwicklung würde somit zum grossen Teile auf die Abgabe dieser Substanzen zurückzuführen sein.

e) Grundplasma.

Neben allen Strukturen, die wir bis jetzt in dem Plasma der Ovozyten kennen gelernt haben, gibt es noch eine Substanz, die

zwischen ihnen gelegen ist und die in den jüngeren Stadien wohl den weit grössten Teil des Protoplasma ausmacht — diese Substanz wollen wir mit dem Namen Grundplasma bezeichnen. Dass es sich hier um eine Plasmaart handelt, die von allen geschilderten Strukturen verschieden ist, darüber unterrichten uns ganz unzweideutig Biondi-Bilder (nach Carnoy scher Fixierung). Wir sehen in der Zelle Fig. 33, die einem Biondi-Präparate entstammt, neben den rot gefärbten Dotterkernen, den granulaförmigen Mitochondrien und dem an der Kernperipherie gelegenen hellen Fleck, der uns das Negativ des komplexen Apparates darstellt, ein grün gefärbtes Plasma, das an Volumen alle erwähnten Strukturen übertrifft, und das eben das Grundplasma darstellt. Bei starker Vergrösserung betrachtet, erscheint es aus zwei Teilen zusammengesetzt, erstens aus einem spongioplasmatischen Gerüst, welches sich ziemlich intensiv tingieren lässt und einen netz- oder filzartigen Bau von verschiedener Dichte aufweist, und zweitens aus einer fast farblosen Substanz, dem Enchylemm, welches die zwischenspongioplasmatischen Räume erfüllt

In verschiedenen Wachstumsstadien zeigt dieses Grundplasma eine sehr variable Tingierung, was wohl zu schliessen erlaubt, dass es während des Wachstums der Ovozyte tiefgreifenden Metabolien unterliegt. An Hand von Biondi-Präparaten können wir diesen Metabolismus gut verfolgen. Wenn wir uns die jungen Ovozyten auf Fig. 27, 26, die solchen Präparaten entstammen, ansehen, so bemerken wir, dass das Grundplasma der jüngsten von ihnen sich rein rot mit Fuchsin färbt, während es bei den etwas älteren zuerst hellviolett, dann grau und zuletzt graugrün tingiert erscheint. Diese Reihe der Farbennuancen hält eine Parallele mit dem Wachstum der Ovozyte ein. Bei älteren Ovozyten geht die Färbung des Plasmas noch mehr ins Grüne (Fig. 29) über, um bei dem folgenden Stadium (Fig. 28, 33) schon eine vollkommen rein grüne Tingierung (mit Methylgrün) aufzuweisen. Während des weiteren Wachstums wird das Grundplasma der Ovozyte nun wiederum grau-grün (Fig. 30), hernach violett (Fig. 31, 34) und zuletzt rot (Fig. 32). Es wiederholen sich dieselben Farbennuancen wie vorher, nur in einer umgekehrten Reihenfolge. Wir können nun bei unserem Objekt, in bezug auf das Verhalten des Grundplasmas während des Wachstums der Ovozyte drei Hauptmomente

unterscheiden: Den Zustand der primären Oxyphilie (reine Fuchsin-Färbung), den Zustand der Basophilie (reine Methylgrün-Färbung) und den Zustand der sekundären Oxyphilie (Färbung wie bei der primären Oxyphilie).

Dass dieser Metabolismus nur das Grundplasma und keine anderen Plasmastrukturen betrifft, ergibt sich aufs klarste aus folgendem: Der Golgische Apparat wird nach Fixierung im Carnoyschen Gemisch gelöst, er kann hier also nicht in Betracht kommen, das Glykogen (worüber im nächsten Kapitel genauer berichtet wird) bleibt zwar nach Carnoy-Fixierung erhalten, gerät aber, wenn die Schnitte mittelst Wasser auf die Objektträger aufgeklebt werden, auch in Lösung, die Dotterkerne zeigen während der ganzen Ovogenese eine Rot- (Fuchsin-) Färbung und dasselbe bezieht sich auch auf die Mitochondrien, die Dotterkugeln weisen zwar einen gewissen Farbenwechsel auf, sie treten aber erst in den älteren Ovozyten auf und auch dort kann man sich bei stärkerer Vergrösserung davon überzeugen, dass der Metabolismus des Grundplasmas eine Sache für sich ist. Wir hoffen nun durch die angeführten Tatsachen die Richtigkeit unserer Meinung hinsichtlich des Grundplasma-Metabolismus zur Genüge bewiesen zu haben.

Es wirft sich nun jetzt die Frage auf, wodurch dieser Metabolismus verursacht wird. Wollen wir ihr näher treten, so fällt vor allem dies auf, worauf bis jetzt keinerseits aufmerksam gemacht wurde, dass die drei Hauptmomente, die sich im Metabolismus des Grundplasmas feststellen lassen, mit den drei Zuständen, die wir für den Golgischen Apparat nachgewiesen haben, zusammmenfallen. Dies ergibt sich aufs sicherste aus dem Vergleiche derselben Wachstumsstadien auf den Kopschschen und den Biondischen Präparaten. Die primäre Oxyphilie des Grundplasmas fällt zeitlich mit dem primär diffusen Zustande des Apparates, die Basophilie des Grundplasmas mit dem komplexen Zustande des Apparates (netzartig geformt) und die sekundäre Oxyphilie des Grundplasmas mit dem sekundär diffusen Zustande des Apparates zusammen. Die Basophilie des Grundplasmas tritt also gleichzeitig mit dem komplexen, während die beiden Zustände der Oxyphilie mit den beiden diffusen Zuständen des Apparates zusammenfallen.

Angesichts dieser Tatsachen würde der Gedanke nahe liegen, dass zwischen diesen zwei Komponenten des Plasmas, nämlich dem Golgischen Apparate und dem Grundplasma, eine physiologische Beziehung, ein ursächlicher Zusammenhang herrscht. Wir erlauben uns den Präparaten noch einige Tatsachen zu entnehmen, die zur Erläuterung dieser Frage beitragen werden. Wir finden nämlich im Grundplasma der Ovozyten sowohl während des primären wie auch des sekundären Zustandes der Oxyphilie überhaupt keine Verdichtungen, keine Plasmapartien, die sich von den übrigen durch eine intensivere Färbung auszeichnen würden; das Grundplasma ist im Gegenteil immer ganz eintönig und ziemlich hell gefärbt. Verschieden gestalten sich die Verhältnisse während des basophilen Zustandes des Grundplasmas. In diesen Stadien (Fig. 33) finden wir das Grundplasma (ähnliche Bilder bekommt man auch nach Flemming-Fixierung und Eisenhämatoxylin-Färbung: Fig. 7) in der nächsten Umgebung des Negatives, welches uns die Stelle des komplexen Apparates andeutet, stark verdichtet und kräftiger gefärbt, wie in den übrigen Zellenpartien. Man erhält den Eindruck, als ob dicht am Apparate basophiles Grundplasma produziert würde, woran der Apparat beteiligt zu sein scheint. Da dieser dem Zellenkern knapp aufliegt, würde man auch annehmen können, dass das basophile Grundplasma dem Kerne entstammt und dass der Apparat den Transport der Kernsubstanzen ins Plasma auf irgend eine Weise vermittelt. Zwar ist das Chromatin des Kernes während der ganzen Ovogenese ausschliesslich oxyphil: dies würde aber unserer Deutung wohl kaum im Wege stehen, denn wir wissen aus einer Reihe von Fällen (z. B. Entwicklung der basophilen Chromosomen zu Beginn der Mitose), dass Oxychromatin Basichromatin produzieren kann, und derselbe Metabolismus würde dann auch in unserem Falle anzunehmen sein. Wir würden somit im komplexen Apparate der Ovozyten ein Organellum vor uns haben, welches an dem Zustandekommen der Basophilie des Grundplasmas beteiligt ist, während diese Eigenschaft den Apparaten, die sich in einem diffusen Zustande befinden, zu fehlen scheint.

Am Ende dieses Kapitels sei noch angemerkt, dass ähnlich wie nach dem Biondischen Gemisch der Metabolismus des Grundplasmas auch nach Safranin-Lichtgrün-Färbung sehr deutlich hervortritt. In diesem Falle übernimmt das Safranin die Rolle des

Methylgrüns und das Lichtgrün diejenige des Fuchsins. Eine verschiedene Färbung zeigt nach jeder dieser Tingierungen nur der Nukleolus, der an Biondi-Präparaten oxyphil, an Safranin-Lichtgrün-Präparaten dagegen basophil erscheint.

f) Glykogengehalt.

Im Plasma der Ovozyten, die einem Material entstammen, welches in Carnoyschem Gemisch oder in Alkohol absol. konserviert wurde, kann man mittels der Bestaschen Karminfärbung leicht bei unserem Objekte das Glykogen zur Darstellung bringen. Die Färbung gelingt fast immer an Paraffinschnitten, wobei diese natürlich nicht mittels Wasser, welches das Glykogen löst, sondern mittels Alkohol auf die Objektträger aufgeklebt werden müssen. An solchen Präparaten kann man in den sämtlichen Wachstumsstadien das Glykogen nachweisen, welches immer nur auf das Plasma beschränkt ist, während der Kern glykogenfrei erscheint. Der Glykogengehalt nimmt während des Wachstums der Ovozyten zu, so dass sein relatives Quantum in allen Wachstumsstadien annähernd das gleiche bleibt. Im mikroskopischen Bilde erscheint das Glykogen in Form von kleineren Granula und grösseren Strängen und Schollen, die ziemlich gleichmässig im Plasma verteilt sind und keine speziellen topographischen Beziehungen zum Kern oder zu anderen plasmatischen Komponenten (Apparat, Dotterkerne) aufweisen.

Dass die Glykogenablagerungen neben allen bis jetzt geschilderten Strukturen im Plasma liegen und von ihnen verschieden sind, ergibt sich schon zur Genüge daraus, dass ein Teil von ihnen (Apparat und Mitochondrien) nach Fixierung in Konservierungsmitteln, die Wasserlösungen sind (Osmiumsäure, Chrom-Osmium-Gemisch), sich in der Zelle nachweisen lässt. Die übrigen dagegen (Dotterkerne, Grundplasma, Dotterkugeln), die ähnlich wie das Glykogen nach Fixierung in Alkohol und Carnoyschem Gemische im Plasma erhalten bleiben, lassen sich auch dann zur Darstellung bringen, wenn die Paraffinschnitte mittels Wasser aufgeklebt werden, was für das wasserlösliche Glykogen nicht zutrifft.

g) Fettmangel.

Nach Anwendung von Methoden, die, wenn es sich um den Nachweis des Fettgehaltes in der Zelle handelt, an anderen

Objekten sichere Resultate liefern, kann man in den sämtlichen Wachstumsstadien der Ovozyten von Ciona überhaupt kein einziges Fettgranulum nachweisen. Nach Fixierung in Flemmingschem Gemisch wird in ihrem Plasma nichts geschwärzt, die Sudan III-Reaktion bleibt sowohl am frischen wie auch am formalinkonservierten Materiale vollkommen aus. Sämtliche Osmiumschwärzungen, die für einige Plasmakomponenten (Apparat, Mitochondrien, Dotterkugeln) charakteristisch sind, zeigen gegen Terpentineinwirkung eine vollkommene Resistenz und kommen in Anwesenheit von Chromsäure oder Chromsalzen nicht zustande, ein Beweis, dass sie ausschliesslich auf den Lipoidgehalt dieser Gebilde zurückzuführen sind.

h) Follikel- und Testazellen.

In den Follikel- und Testazellen lassen sich immer an Kopschschen Präparaten tief geschwärzte Granula sehen, die das Plasma dicht erfüllen und deren Schwärzung dem Terpentin gegenüber resistent ist. Da sie auch nach Alkohol und Carnoyschem Gemisch im Plasma zu finden sind, müssen sie ausser dem Lipoid auch Eiweißsubstanz enthalten. Auf den Biondi-Präparaten färben sich diese Granula auf jüngeren Stadien rein rot mit Fuchsin, sind also oxyphil. Diese Färbung zeigen sie noch auf dem Stadium des basophilen Grundplasmas (Fig. 33). Währenddem hernach die Basophilie des Grundplasmas allmählich in die sekundäre Oxyphilie übergeht, nehmen sie zuerst einen grauen, dann einen grünlichgrauen (Fig. 34) und zuletzt einen rein grünen Farbenton an (Fig. 32); den letzteren zeigen sie in allen Wachstumsstadien, in denen das Grundplasma sich im Zustande der sekundären Oxyphilie befindet. Dieser Farbenwechsel der Granula, der den entgegengesetzten Weg wie das Grundplasma geht und der auf einen Metabolismus der ersteren hinweist, würde, wie uns scheint, dafür sprechen, dass die basophile Substanz des Grundplasmas allmählich an die Granula der Testazellen abgegeben wird, woraus ihre Methylgrünfärbung zu erklären ist.

Ausser dieser Beziehung konnten wir sonst keine anderen zwischen den Follikel- und Testazellen einerseits und dem Plasma der Ovozyte andererseits feststellen. Wir wollen aber damit nicht sagen, dass andere Beziehungen fehlen. Im Gegenteil — wenn wir erwägen, dass die Ovozyte während ihres Wachstums gegen

die Aussenwelt allseits durch die Follikel- und Testazellen begrenzt ist, so kann letzteres doch nur auf diese Weise geschehen, dass die Zellen der Eihüllen dem Plasma der Geschlechtszelle gewisse Substanzen von aussen zuführen. Obwohl nun diese Beziehung mit vollkommener Sicherheit angenommen werden muss, kann man bei unserem Objekte für die Ernährungsvorgänge kein morphologisches Äquivalent im mikroskopischen Bilde finden. Der zytologischen Forschung wird in diesem Falle, wie auch in vielen anderen, durch die Mängel der technischen Methoden eine Grenze gesetzt, die einstweilen nicht zu überschreiten ist.

IV. Vergleich mit den Literaturangaben.

a) Golgischer Apparat.

Das Verhalten des Golgischen Apparates während der Ovogenese wurde bis jetzt nur bei drei Tiergruppen, nämlich bei den Wirbeltieren (Sjövall, Weigl), Mollusken (Weigl) und Nematoden (Hirschler) studiert. Nach den Angaben Sjövalls tritt er in den jungen Ovozyten beim Meerschweinchen in komplexer Form auf, hernach unterliegt er während des Wachstums der Geschlechtszelle einem Zerfalle und geht somit in einen diffusen Zustand über. In den älteren Ovozyten konnte ihn Sjövall nicht nachweisen, wie es aber aus seiner kritischen Besprechung der Arbeit van der Strichts über Noctula ganz unzweideutig hervorgeht, vermutet er ein Fortbestehen dieser Struktur während der ganzen Ovogenese und ihre Anwesenheit auch im Ei und in den Furchungsstadien. Die Untersuchungen Weigls betreffen die Ovogenese von Helix und einiger Säugetiere und Amphibien. Für alle diese Tiergruppen konnte Weigl in den jungen Ovozyten einen komplexen Apparat feststellen, welcher hernach einer Auflösung unterliegt, wobei seine Bestandteile im ganzen Plasma verteilt werden. Über die älteren Ovozyten der Säugetiere äussert er sich folgendermaßen: „Die Verfolgung des weiteren Schicksals dieser Bildungen (d. i. des Apparates) stösst . . . auf grosse Schwierigkeiten. Es färben sich in . . . allen weiteren Stadien der Ovogenese . . . die Mitochondrien . . . mit allen zur Darstellung der Apparate in Betracht kommenden Methoden . . . in gleicher Weise, wie die Apparatfäden. Weil nun diese . . . einem Zerfall in immer kleinere Fäden unterlagen,

so lassen sich dann . . . die einzelnen Bestandteile des Apparates nicht mehr einwandfrei von den Mitochondrien unterscheiden. Es lässt sich also auch an solchen Präparaten nicht entscheiden, ob die weiteren Apparatfäden noch weiter persistieren oder einem Zerfall anheimfallen." Jedenfalls nimmt Weigl ein Fortbestehen der Apparatelemente an. Eine ähnliche Auflösung des komplexen Apparates konnte er ebenfalls in den Ovozyten von Helix beobachten, wobei es ihm gelungen ist, die im Plasma verteilten Apparatelemente auch in den ausgewachsenen Ovozyten nachzuweisen. Meine eigenen Untersuchungen betreffen die Ovogenese von Ascaris. Für dieses Objekt konnte ich eine Permanenz des Apparates während der ganzen Ovogenese von den in Teilung begriffenen Ovogonien angefangen bis zum fertigen Ei, welches befruchtungsfähig ist und an dem sich schon die primäre Membran entwickelt hat, feststellen. Sein Auftreten ist von dem Befund in der Ovogenese der Wirbeltiere und Helix verschieden, indem er schon in den Ovogonien in einem diffusen Zustande vorkommt und in demselben, bei gleichzeitigem Massenanwuchs, während der ganzen Ovogenese verbleibt. Seine Elemente unterliegen am Ende der Ovogenese keiner Aufsplitterung und lassen sich im Ei ganz einwandfrei von den viel kleineren Mitochondrien unterscheiden.

Ganz dieselbe Permanenz des Apparates konnte ich nun auch bei Ciona während der Ovogenese beobachten. Sein Verhalten ist hier von demjenigen in der Ovogenese der Mollusken und Wirbeltiere insofern verschieden, als einem komplexen Apparatstadium ein diffuses vorangeht, wobei hier auch das aus der Ovogenese der genannten Tiergruppen bekannte diffuse Stadium, welches dem komplexen folgt und welches wir für unseren Fall als das sekundäre bezeichneten, vorhanden ist. Wir sehen nun daraus, dass das Verhalten des Apparates während der Ovogenese bei den einzelnen Tiergruppen ziemlich verschieden ist und sich einstweilen noch nicht in ein allgemeines Schema einzwängen lässt. Es würde der Gedanke sehr nahe liegen, dass diese Verschiedenheiten im Verhalten des Apparates während der Ovogenese in einer gewissen Beziehung zu den Ernährungsverhältnissen und Ernährungsvorrichtungen stehen, in denen sich die wachsende Ovozyte befindet und die sich im Tierreiche so mannigfaltig gestalten. Von diesem Standpunkte unternommene Untersuchungen würden in der Zukunft sehr erwünscht sein.

Bei unserem Objekte konnten wir weiter auf zwei Beziehungen hinweisen, die zwischen dem Apparate und anderen Vorgängen in der Ovozyte bestehen und die bis jetzt für diese Struktur unbekannt sind: Ich meine seinen Anteil an der Dotterbildung und seine Veränderungen, die mit dem Wechsel der Chromasie des Grundplasmas eine Parallele zeigen. Über die erste wird eingehend im Kapitel III d gehandelt, der zweiten wollen wir uns hier nochmals zuwenden: Es ist aus einer Reihe von Arbeiten bekannt (Popoff, Jörgensen u. a.), dass in der Ovozyte die Entwicklung der Basophilie des Plasmas gleichzeitig mit denjenigen Veränderungen im Zellkerne einhergeht, die zur Entwicklung des Bukettstadiums führen und die seitens mancher Forscher (R. Hertwig u. a.) als Vorbereitungen zur Kernteilung, welche nicht zustande kommt, aufgefasst werden. Wir sehen nun bei unserem Objekte, dass gleichzeitig mit der Entwicklung der Basophilie des Grundplasmas eine Konzentration des Apparates stattfindet, indem er allmählich aus dem primären diffusen Zustande in den komplexen übergeht. Es könnte nun gefragt werden, ob diese Konzentration auch nicht als ein Vorbereitungsvorgang zur Kernteilung zu deuten wäre. Für diese Frage geben einen Fingerzeig die Angaben von Berenberg-Gossler und Deineka ab. Berenberg-Gossler, dessen Untersuchungen sich auf die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am 3. und 4. Bebrütungstage beziehen, konnte feststellen, dass sich diese Zellen grösstenteils in einem Ruhestadium befinden, indem Mitosen nur ganz selten in ihnen anzutreffen sind. Er bringt dieses Verbleiben im Ruhestadium in eine Beziehung zur Form des Apparates: „. . . die Eigentümlichkeit des Netzapparates, welcher im Vergleiche zu den anderen Embryonalzellen eine ausserordentlich starke Ausbildung zeigt und sich sehr häufig . . . in nicht immer zusammenhängenden Portionen durch den ganzen Zelleib verteilt, könnte in der Zellgrösse . . . und in dem Ausbleiben von Zellteilung ihre Erklärung finden.“ Auch Deineka hat darauf hingewiesen, dass während der Apparat in den jungen teilungsfähigen Nervenzellen auf einen bestimmten, ziemlich kleinen Bezirk des Plasmas beschränkt ist, er in den teilungsunfähigen Nervenzellen der erwachsenen Wirbeltiere sich auf das ganze Plasma erstreckt. Ähnliches hat er auch für die Zellen des mehrschichtigen Pflasterepithels festgestellt, indem er beobachten konnte, dass während

in den basalen teilungsfähigen Zellen, der Apparat, wie im einschichtigen Epithel, auf einen kleinen Plasmabezirk beschränkt ist und über den Zellenkern zu liegen kommt, er sich in den teilungsfähigen Zellen oder oberen Schichten auf das ganze Plasma ausdehnt. Angesichts dieser Tatsachen könnten wir bei unserem Objekte in der Konzentration des Apparates, die mit der Entwicklung der Basophilie des Grundplasmas eine Parallele hält, einen Vorgang erblicken, der für die Annahme, dass dieser Teil des Ovozytenwachstums als eine Vorbereitung zur Kernteilung aufzufassen ist, sprechen würde. Wir könnten somit als charakteristisch für Zellen, die vor einer Teilung stehen, annehmen, dass ihr Apparat in komplexer Form auftritt und nur auf einen kleinen Plasmabezirk, der in sich, in manchen Zellen (Ovozyten und jugendlichen Nervenzellen der Wirbeltiere) das Zentrosom enthält, beschränkt ist. Diese Annahme würde auch, wie uns scheint, für die meisten Fälle zutreffen; denn auch im befruchteten, teilungsfähigen Ei findet eine Konzentration des Apparates statt (was aus den Untersuchungen van der Strichts klar hervorgeht), während das unbefruchtete und entwicklungsunfähige Ei (z. B. bei Ciona und dasselbe kann man auch den Bildern van der Strichts von Vesperugo-Eiern ablesen) einen diffusen Apparat besitzt. Im Einklange damit würde auch die Auflösung und Verteilung des Apparates im ganzen Plasma, in den älteren Ovozyten, ein Ausdruck einer misslungenen Vorbereitung zur Kernteilung sein, nach welcher die Zelle in den Ruhestand zurückkehrt und teilungsunfähig wird. Eine Ausnahme in dieser Beziehung zwischen Teilungsfähigkeit der Zelle und der Form und Ausdehnung des Apparates werden gewiss mehrere Parasiten machen, wie z. B. Ascaris, deren Zellen obwohl mit diffusem Apparat ausgestattet (Ovogonien, Spermatogonien, Spermatozyten), dennoch teilungsfähig bleiben, was vielleicht eine gewisse Erklärung in dem ganz aussergewöhnlichen Substanzaustausche, der diesen Tieren zukommt, finden würde.

b) Dotterkerne.

Zu den noch ziemlich wenig erforschten Plasmastrukturen gehören Gebilde, die aus der Ovogenese verschiedener Tiere bekannt und unter dem Namen Dotterkerne beschrieben wurden.

Wenn man die betreffende Literatur liest, so erhält man den Eindruck erstens, dass in vielen Fällen die Bezeichnung Dotterkerne für diese Gebilde unpassend ist, weil sie grösstenteils in gar keinem oder nur in einem ziemlich losen Zusammenhang mit der Dotterbildung stehen, und zweitens, dass unter diesem Namen verschiedenerlei Plasmagebilde zusammengeworfen wurden, die auseinander zu halten sind (Munson). In manchen Arbeiten wird die Bezeichnung Dotterkern für das sämtliche Dotterkernlager (Waldeyer, couche vitellogène der französischen Autoren) angewendet, welches, wie bekannt aus verschiedenen Strukturen und dabei auch aus den eigentlichen Dotterkernen besteht. Wenn wir von ihrer im Tierreiche ziemlich variablen Form, die wohl kaum ein Kriterium für ihre Systematisierung abgeben könnte, absehen, so lassen sich in ihrer topographischen Beziehung zu anderen Plasmastrukturen und in ihrer Herkunft einige Varianten unterscheiden, die jedenfalls nicht scharf voneinander zu trennen sind, was vor allem davon herrührt, dass viele Literaturangaben, wie uns scheint, noch einer Nachprüfung bedürfen, welche in der Systematik dieser Gebilde neue Änderungen verursachen wird. Wenn wir nun die Beziehung der Dotterkerne zu anderen Plasmastrukturen ins Auge fassen, so gestaltet sie sich, soviel bis jetzt bekannt ist, auf folgende Weise: 1. Der Dotterkern wird von aussen von dem Apparate umgeben (Wirbeltiere — Sjövall, Weigl), oder er weist mit der letztgenannten Struktur nicht diese topographische Beziehung auf (Helix — Weigl). 2. Der Dotterkern enthält in seinem Innern das Zentrosom, würde also als Idiozom aufzufassen sein (Amphibien — Lams, Säugetiere — Winiwarter, Gurwitsch, van der Stricht, Skrobansky, Teleostier — Cunningham, Lams, Echinus — van der Stricht, Limulus — Munsan, Vögel — Sonnenbrodt, d'Hollander, Enchytraeiden — Vejdovsky), oder er steht in keiner topographischen Beziehung zum Zentrosom (Antedon — Chubb, Sauropsida — Loyez, Proteus — Jörgensen, Saccozirrus — Hempelmann, Bufo — King, Pholcus — van Bambeke, Vögel und Säugetiere — Mertens, Diplopoden — Nemec, Copepoden — Moroff). In den eben zitierten Literaturangaben, die sich gegenseitig oft widersprechen, kann schon heute eine gewisse Ordnung geschaffen werden. In dieser Hinsicht scheint mir eine Angabe Sjövalls, der sich Weigl angeschlossen

hat und die die junge Wirbeltier-Ovozyte betrifft, sehr wertvoll zu sein. Sie lautet: „. . . das lichte Zentrum, welches von der osmiumgeschwärzten Kapsel (d. i. dem Golgischen Apparate) umgeben wird, (ist) in Wirklichkeit der „Balbianische Kern“ . . . d. h. das Idiozom, die Zentralkörperchen einschliessend.“ Dadurch wurde festgestellt. dass derjenige Dotterkern der Wirbeltiere, welcher das Zentrosom enthält und somit ein Idiozom ist, von aussen von dem Apparate umgeben wird. Andererseits ist uns aber bekannt, dass in den Ovozyten des Menschen (van der Stricht) und mancher Wirbeltiere (Rana — Lams, Vesperugo — van der Stricht) mehrere Dotterkerne (2—3) vorkommen können; angesichts nun dessen, dass der Ovozyte nur ein Idiozom zukommt, dem der Apparat aufsitzt, müssen wir die übrigen Dotterkerne als zentrosom- und apparatfrei ansehen. Wir können somit für die jungen Ovozyten der Wirbeltiere zweierlei Dotterkerne in bezug auf ihre Topographie zum Apparat und Zentrosom unterscheiden: Solche, die das Zentrosom enthalten und vom Apparate umgeben sind, und solche, die mit dem Zentrosom und Apparat nichts Gemeinsames haben. Für erstere ist der Name Idiozom zu reservieren. Wie gestalten sich nun die nämlichen Verhältnisse bei den Wirbellosen? Auch hier, was aus der angeführten Literatur hervorgeht, sind in bezug auf das Zentrosom zweierlei Dotterkerne zu unterscheiden, nämlich solche, die kein Zentrosom enthalten (Antedon — Chubb, Diplopoden — Nemec, Pholcus — van Bambeke), und solche, die Idiozome sind (z. B. Enchytraeiden — Vejdovsky). Ob zwischen den Idiozomen und dem Apparate bei den Wirbellosen dieselbe topographische Beziehung auf einem gewissen ovogenetischen Stadium herrscht, wie bei den Wirbeltieren, lässt sich derzeit nicht mit Sicherheit beantworten. Weigl gibt nur so viel an, dass bei Helix der Apparat nichts mit den Dotterkernen Gemeinsames hat. Über die Natur der Dotterkerne äussert er sich nicht näher. In den Dotterkernen und überhaupt im Plasma der Ovozyten haben wir nie ein Zentrosom angetroffen; ein echtes Idiozom fehlt diesen Eiern vollkommen, und Ähnliches konnten wir schon früher für die Ascaris-Ovozyte feststellen. Das topographische Verhältnis des Apparates zu den Dotterkernen gestaltet sich bei Ciona ziemlich verschieden: In den meisten

Fällen liegen beide Gebilde in einer gewissen Entfernung voneinander, manchmal aber umgreift der Apparat teilweise einen Dotterkern oder dringt, wenn dieser kapselförmig ist und nach aussen offen steht, in sein Inneres ein. Dieser innige Kontakt erinnert gewissermaßen an die Beziehung, die zwischen dem Idiozom und dem Apparate in den Ovozyten der Wirbeltiere herrscht.

Wenn wir uns nun der Frage nach der Herkunft der Dotterkerne zuwenden, so können wir auf Grund der vorangehenden Erwägungen eines im voraus als ziemlich sicher annehmen, dass nämlich diejenigen Dotterkerne, die Idiozome sind, eine intra- und nicht extrazelluläre Herkunft haben. Ob sie sich dabei aus dem Plasma oder dem Kerne der Ovozyte entwickeln, würde wahrscheinlich mit der Herkunft des Zentrosoms verbunden sein, welches, wie bekannt, für manche Objekte als ein Plasma-, für andere als ein Kernderivat angesehen wird. Die übrigen Dotterkerne könnten wir dann, auf Grund der Literaturangaben, in solche, die extrazellulärer und solche, die intrazellulärer Herkunft sind, einteilen. Den ersteren würden die Cytoidae zuzurechnen sein, die in die Ovozyte eindringen und sich an der Dotterbildung beteiligen (Enchytraeidae — Vejdovsky, Spongien — Jörgensen, Hydra, Medusen — Trinci, Müller). In diese Kategorie würden auch die keimbahnbestimmenden Körper fallen, die ähnlich wie die Cytoidae auch von aussen in die Ovozyte einwandern (z. B. Sagitta — Buchner). Diese Dotterkerne würden sich von denjenigen mit intrazellulärer Herkunft dadurch unterscheiden, dass sie verschrumpfte, stark modifizierte Zellen darstellen, während wir die intrazellulären Dotterkerne nur für Zellderivate ansehen können. Für die intrazellulären Dotterkerne wurde bei manchen Objekten eine nukleäre Herkunft angenommen (Antedon — Chubb, Ascidien — Floderus, Loyez, Schaxel), während wir sie bei unserem Objekte als plasmatische Gebilde kennen gelernt haben. Von gewissen Strukturen, die wohl auch den Dotterkernen zuzurechnen sind, würde man schwer sagen können, ob sie intra- oder extrazellulärer Herkunft sind. Dies betrifft z. B. die „Niederschlagsmembranen", die Jörgensen in den Ovozyten von Piscicola nachgewiesen hat und die nach seiner Deutung das primäre Ovozytenplasma von dem sekundär während des Wachstums der Ovozyte erworbenen abgrenzen. Diese Niederschlagsmembranen verwandeln sich zu Ende der Ovogenese in kugel- und kapselförmige

Gebilde, welche ihrem Aussehen nach den Dotterkernen vieler Wirbellosen gleich kommen.

Was die Dauer der Dotterkerne überhaupt betrifft, so erscheinen sie in den meisten Fällen als transitorische Gebilde, die schon zu Ende der Ovogenese einer Degeneration unterliegen. Eine Ausnahme darin würde der Dotterkern der Araneen machen, der die ganze Embryonalentwicklung überdauert und noch im jungen Tiere nachzuweisen ist; eine ähnliche Persistenz kommt auch manchen extrazellulären und keimbahnbestimmenden Gebilden zu, worüber in der Arbeit Buchners (Sagitta) ausführlicher gehandelt wird.

Nach dieser allgemeinen Übersicht wenden wir uns speziell den Dotterkernen in den Ovozyten der Ascidien zu, für die von manchen eine nukleäre Herkunft angenommen wurde. Floderus äussert sich über die Genese der Dotterkerne bei Ciona folgendermaßen: „. . . sie (rühren) von Nebennukleolen her . . . . die aus dem Kern des Eies in den Dotter hinausgewandert sind.“ Den jungen Ovozyten sollen sie, seiner Angabe nach, fehlen und sind nur in den älteren nachzuweisen, wo sie hernach in Degeneration verfallen. In der Arbeit Loyez' lesen wir Folgendes: „Quelquefois le nucléole est appliqué contre la membrane nucléaire, tandis que de l'autre côté se trouve un des ses corpuscules, comme si le nucléole avait laissé échapper une partie de sa substance qui aurait passé dans le cytoplasma. Peut-être quelques-uns de ces corpuscules ont-ils cette origine.“ Eine ähnliche Angabe finden wir über die Dotterkerne von Ciona auch in der Arbeit Schaxels: „In allen Eiern im Stadium der Chromasie . . . findet sich im Plasma ein sich stark kernfärbendes Gebilde, das von den Autoren . . . als Dotterkern . . . betrachtet wurde. Ich habe mich nun davon überzeugt, dass dieses Gebilde, das sich in seiner ganzen Struktur, Tinktionsaffinität usw. in nichts von den Chromatinkuppen unterscheidet . . . auch tatsächlich eine . . . Chromatinansammlung ist.“ Er rechnet also den Dotterkern den Chromidien zu, deren Emission aus dem Zellkern er schon an jüngeren Ovozyten beobachtet hat. Für eine nukleäre Herkunft der Dotterkerne bei Ciona traten auch schon früher Fol, Roule und Pizon ein; aus diesen Gebilden sollten sich hernach die Follikel- und Testazellen entwickeln. Die Annahme einer nukleären Herkunft der Dotterkerne bei Ciona wurde

bei einigen Autoren dadurch begünstigt, dass sie im Zellkerne neben einem grossen Nukleolus (Hauptnukleolus) auch noch mehrere kleinere beobachtet haben, die eben ihrer Ansicht nach ins Plasma übergehen und zu Dotterkernen werden sollen. So hat Loyez eine Zahl von kleineren Nukleolen im Zellkerne bei Ciona gesehen, und aus den betreffenden Angaben Floderus' geht ganz dasselbe hervor: „In dem etwas älteren Keimbläschen kann man oft ausser dem grossen Nukleolus noch einen oder mehrere . . . kleinere beobachten, die man passend Nebennukleolen nennen könnte. Diesen Angaben, nach denen im Zellkern mehrere kleine Nukleolen vorhanden sein sollen, widersprechen die Beobachtungen O. Hertwigs, Sabatiers und Sommers, die im Zellkern der Ciona-Ovozyte nur einen grossen Nukleolus festgestellt haben, was mit meiner eigenen Erfahrung vollkommen übereinstimmt. Ich konnte nämlich im Kerne aller Ovozytenstadien von Ciona immer nur einen kugelförmigen Nukleolus finden, der während des Wachstums der Zelle allmählich an Grösse zunimmt und keiner Auflockerung oder Auflösung in kleinere Partikelchen, die uns aus der Ovogenese anderer Tiere bekannt ist (Anguis, Lacerta, Triton, Platydactylus — Loyez, Medusen — Trinci, Jörgensen, Teleostier — Nusbaum, Jörgensen) unterliegt. Der Nukleolus kann nun, meiner Ansicht nach, wenn es sich um die Genese der Dotterkerne handelt, bei Ciona gar nicht in Betracht kommen. Ich muss sie auf Grund meiner Untersuchungen vielmehr für rein plasmatische Gebilde ansehen, die sich aus dem Chondriom, also aus einer Plasmastruktur, die in keinem genetischen Verhältnis zum Zellkern steht, entwickeln. Wie ich nun aber einerseits die Annahme von der nukleären Herkunft der Dotterkerne nicht billigen kann, habe ich andererseits darauf hingewiesen, dass diese Gebilde in einer anderen physiologischen Beziehung zum Zellkern verbleiben, worüber eingehend schon im Kapitel IIIb berichtet wurde.

c) Mitochondrien.

Auf Grund der Literaturangaben äussert sich Duesberg über die Permanenz der Mitochondrien während der Ovogenese folgendermaßen: „. . . diejenigen Autoren, welche ihre Untersuchungen bis zum Beginn der Ovogenese fortgeführt haben, das heisst bis zur Vermehrungsperiode, haben sie (d. i. die Mito-

chondrien) schon in den Ovogonien gefunden; sie haben gesehen, wie sie im Verlaufe der Mitose von diesen auf die Ovozyten übertragen werden und konnten so konstatieren, dass diese Elemente . . . in den Geschlechtszellen von der ersten Generation an vorhanden sind.“ Wir haben diese Äusserung deswegen wörtlich angeführt, um zu zeigen, dass auch unsere Untersuchungen, obwohl in dieser Arbeit nur von Ovozyten und nicht von Ovogonien gesprochen wird, die ganze Ovogenese von Ciona umfassen und sich auch auf die jüngsten Entwicklungsstadien der Geschlechtszellen erstrecken. Die Bezeichnung Ovozyt haben wir deswegen angewendet, weil im Keimepithel von Ciona überhaupt keine mitotischen Teilungsvorgänge, die für die Ovogonien anderer Tiere charakteristisch sind und nach denen die Wachstumsperiode der Ovozyte beginnt, zu finden waren. Wir sehen bei Ciona im Gegenteil, dass die junge Geschlechtszelle direkt, ohne Teilungen durchzumachen, ihr Wachstum beginnt und somit schon von Anfang an als Ovozyte der Wachstumsperiode angesprochen werden kann. In dieser Beziehung stimmen unsere Angaben mit denjenigen Bluntschlis, die eine andere Ascidienspezies (Cynthia microcosmus) betreffen, vollkommen überein: Im Keimepithel „finden sich . . . abgerundete Zellen . . . Es sind diese Zellen die jüngsten Eichen, wohl Oozyten, vielleicht Oogonien, obgleich ich niemals Teilungsfiguren an ihnen fand . .“ Angesichts dessen fühlen wir uns berechtigt, zu behaupten, dass auch bei Ciona das Chondriom von den jüngsten Stadien angefangen schon im Plasma der Geschlechtszellen vorhanden ist und während der ganzen Ovogenese erhalten bleibt, was mit den Literaturangaben in einem vollkommenen Einklange steht.

Über die Form der Mitochondrien in den weiblichen Geschlechtszellen äussert sich weiter Duesberg folgendermaßen: „Die Mikrosomen stellen sich gewöhnlich als isolierte Körnchen oder sehr kleine Stäbchen dar, aber sie haben eine ausgesprochene Tendenz, sich in Ketten aneinanderzureihen und so mehr oder weniger variköse Fäden zu bilden . . .“ Ähnliche Angaben liegen uns auch in den Arbeiten vor, die sich speziell mit der Ovogenese der Aszidien befassen. Loyez, der nach den Gebrüdern Zoja die Mitochondrien in den Ovozyten von Ciona studiert hat, gibt über ihre Form und Formveränderungen folgendes an: „Dans les oocytes le plus jeunes on voit seulement quelques granulations

autour de la vésicule germinative et à la périphérie de l'oocyte; en petit nombre d'abord et isolées, elles deviennent ensuite plus abondantes et présentent déjà une tendence à la seriation . . . . A un stade plus avancé, les mitochondries sont disposées en long filaments granuleux ou chondriomites, disseminés dans tout le protoplasma . . . Les chondriomites se résolvent en granulations sphériques . . . ." Bei Molgula behalten die Mitochondrien ihre Granulaform während der ganzen Ovogenese (Loyez). In den älteren Ovozyten von Ciona „les mitochondries se groupent principalement autour de la vesicule germinative et à la périphérie de l'oocyte" (Loyez). Schaxel hat auch in seiner späteren Arbeit (1911) in den älteren Ovozyten von Ciona ein Chondriom beschrieben, welches in Form von Chondriomiten auftreten soll. Über die jüngeren Stadien spricht er sich, bezüglich des Chondrioms, nicht aus. Auch Bluntschli hat bei Cynthia kleine Körnchen im Plasma gefunden, die er für identisch mit den Zytosomen Prenants und den Mitochondrien Bendas hält. In den jungen Ovozyten (Bluntschli) „treten im Ooplasma kleine Körnchen auf, welche eine starke Affinität zu Hämatoxylin und Safranin aufweisen. . . . Nicht selten zeigen sie in der Nähe des Kernes eine reichlichere Anhäufung." In den älteren Stadien findet eine „starke Vermehrung ihrer Anzahl" statt und sie „erfüllen . . . als feine Körnchen . . . und . . . kleinste Fädchen . . . das ganze Cytoplasma." Bluntschli hält diese Körnchen und Fädchen mit der „Kernsubstanz" (Floderus) für identisch: ob aber diese Substanz wirklich den Mitochondrien entspricht, würde kaum mit Sicherheit angenommen werden können.

Aus dem Vergleiche der Literaturangaben mit den Ergebnissen unserer Untersuchungen resultieren einige Differenzen, auf die hier eingangen sein mag. Im Gegensatze zu den Angaben Loyez' haben wir in den jüngsten Ovozyten von Ciona keine kleinen granulaförmigen Mitochondrien gefunden, sondern das Chondriom besteht hier unserer Erfahrung nach aus einigen etwas grösseren Gebilden, aus denen sich in den älteren Ovozyten die granulaförmigen Mitochondrien entwickeln; diese Gebilde haben wir als Mitochondrienkörper aufgefasst. Verschieden von Loyez und Schaxel konnten wir für die Mitochondrien sämtlicher älteren Wachstumsstadien der Ovozyte angeben, dass sie immer ihre Granulaform behalten und obwohl sie oft eine reihenartige An-

ordnung zeigen, fliessen sie dennoch, an einem gut konservierten Materiale, nie in Chondriomiten (Fädchen) zusammen. Dieses Zusammenfliessen der Mitochondrien, wodurch eben Fädchen entstehen, ist bei Ciona auf eine artifizielle Veränderung und zwar auf eine teilweise Verquellung der Mitochondrien zurückzuführen, wovon ich mich an meinen Präparaten überzeugt habe. Ähnlich wie Loyez habe auch ich im Plasma der ausgewachsenen Ovozyten an der ganzen Zellenperipherie eine starke Mitochondrienansammlung gefunden, während eine zentrale, perinukleäre nie zu sehen war. Diese zuletzt genannte Angabe Loyez' rührt ganz sicher davon her, dass sich an ihren Präparaten die kleinen Elemente des aufgelösten Apparates mitgefärbt haben (was manchmal vorkommt), die eben in gewissen Stadien an der Kernperipherie in grosser Menge vorkommen.

Nach der Befruchtung unterliegt die Topographie der Mitochondrien im Ciona-Ei einer ziemlich tiefgreifenden Änderung, was aus der folgenden Darstellung Duesbergs hervorgeht: „L'oeuf fecondé de Ciona . . . présente la constitution suivante: Au voisinage du pôle vegetatif, on trouve, à la peripherie de l'oeuf une couche formée de plastochondries extremement serrées . . . Au pole animal se forment les globules polaires, et tout le restant de l'oeuf est occupé par des grains vitellins, beaucoup plus volumineux que les plastochondries . . ., on trouve en autre en quelques plastochondries entre les grains de vitellus."

In diesem Kapitel möchten wir noch auf die Arbeit Schaxels eingehen, der während der Ascidienovogenese eine in den jungen Ovozyten stattfindende Chromatinemission beobachtet hat. Auf Fig. 4 und 6 seiner Arbeit sehen wir im Plasma knapp an der Kernperipherie grössere Gebilde („Chromatinkuppen") und kleinere Granula liegen, die seiner Ansicht nach als Chromidien nuklärer Herkunft aufzufassen sind. Wenn wir nun die genannten Figuren seiner Arbeit mit den unserigen vergleichen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass seine „Chromatinkuppen" mit unseren Mitochondrienkörpern und seinen körnchenartigen Chromidien mit den granulaförmigen Mitochondrien identisch sind. Wir haben es aber hier keineswegs mit Chromidien, sondern mit Chondriomstrukturen zu tun, die sich mittels elektiver Methoden ganz verschieden von dem Kerninhalte färben und deren nukleäre Herkunft bei unelektiver Färbung (Eisenhämatoxylin) nur vor-

getäuscht wird. Wir möchten aber damit die Möglichkeit einer Chromatinemission während der Ovogenese der Ascidien nicht vollkommen in Abrede stellen. Wir haben im Gegenteil darauf hingewiesen, dass auf einem älteren Stadium als dem von Schaxel beschriebenen, an der Kernperipherie, in der nächsten Umgebung des komplexen Apparates, Grundplasma-Verdichtungen wahrzunehmen sind, die mit den Mitochondrien nichts Gemeinsames haben und die vielleicht auf eine Chromatinemission zurückzuführen sind. Solche Bilder sind natürlich sehr schwer zu deuten und soll ihre Deutung wirklich sicher und einwandfrei sein, so müssen sich die Verhältnisse ganz besonders günstig gestalten. Jedenfalls sind uns aus der Literatur Fälle bekannt, in denen die Chromidienbildung keinem Zweifel unterliegen kann. Dies trifft für die Ovozyten des Gecko (Loyez) und einiger Hymenopteren (Buchner) zu, in denen sich vom Zellkerne kugelförmige Kernfragmente abschnüren, die hernach ins Plasma übergehen. Für diese Gebilde kann die Bezeichnung „Chromidien" mit vollem Rechte angewendet werden.

d) Dotterbildung.

Wie aus der betreffenden Literatur bekannt ist, wird die Entwicklung der Dotterkugeln in der Ovozyte seitens verschiedener Autoren sehr verschieden aufgefasst und geschildert. Wir könnten auf Grund der Literaturangaben folgende verschiedene Entstehungsweisen der Dotterkugeln unterscheiden: (1) Bei manchen Tieren (Enchytraeidae — Vejdovsky, Medusen — Trinci, Spongien — Jörgensen) sollen sich an der Dotterbildung Zellen beteiligen, die von aussen in die Ovozyte eindringen und für die auch die Bezeichnung Dotterkerne angewendet wurde, bei anderen (2) Tieren (Petromyzon — Lubosch, Reptilien — Loyez, Melolontha — Mollison) sollen der Ovozyte durch die Follikelzellen von aussen die Vorstufen des Dotters zugeführt werden. In noch anderen Fällen (3) wurden die Chromidien für die Dotterbildner angesehen (Ascidien — Schaxel, Copepoden — Moroff u. a.), während sich in den Ovozyten von Patella nach den Angaben Jörgensens die Dotterkugeln (4) aus einem Ergastoplasma entwickeln sollen, welches nicht aus dem Kern stammt und kein Chromatin ist. Hinsichtlich der Ovogenese von Proteus äussert sich Jörgensen folgendermaßen: „. . . es (gibt) bei unserem Objekte überhaupt keine vitellogene Substanz (5). Ausser der älteren Auffassung (6),

nach der die intrazellulären Dotterkerne an der Dotterbildung beteiligt sein sollen, der neuerdings widersprochen wurde (Chubb, Jörgensen u. a.) ist heute auch noch ziemlich weit die Meinung verbreitet, dass den Mitochondrien eine wichtige Rolle an der Dotterbildung zukommt, indem sie sich an ihr entweder „indirekt“ (7) (Van der Stricht, Lams, Van Durme, Bluntschli) oder direkt (8) (durch Umwandlung) (Russo, Loyez, Fauré-Frémiet, Hirschler) beteiligen. Diese bunte Mosaik von Deutungen hat gewiss, bis zu einem gewissen Grade, ihre Ursache darin, dass die Dotterbildung nicht bei allen Tieren auf die gleiche Weise verläuft, andererseits aber und vielleicht grösstenteils würde ihr Grund, worauf schon Lubosch hingewiesen hat, in der Unzulänglichkeit der zytologischen Methoden zu suchen sein, die uns eben diesen Vorgang in den meisten Fällen nicht mit der genügenden Sicherheit und Exaktheit zu erfassen erlauben. Deswegen scheint uns angezeigt, unseren Vergleich nur auf diejenigen Angaben zu beschränken, die sich auf die Ovogenese der Ascidien beziehen.

Bluntschli, der der Dotterbildung bei Cynthia microcosmus viel Aufmerksamkeit gewidmet hat, äussert sich über diesen Vorgang folgendermaßen: „Unter allen Umständen liegt es mir fern . . . zu schliessen, dass der Dotter . . . ein Produkt der Follikelzellen ist und erst sekundär ins Ei gelange, aber darin schliesse ich mich Lubosch vollkommen an, dass ich zwischen der Tätigkeit der Follikelzellen . . . und der Dotterbildung im Ei einen Zusammenhang erkenne in dem Sinne, dass von seiten der Follikelzellen eine die Vorstufe des Dotters bildende Substanz produziert wird . . Wie und unter welchen Bedingungen aus dieser Vorstufe dann tatsächlich Dotter gebildet wird, das wird zu erklären bloss versucht werden können . . . .“ Andererseits lässt Bluntschli auch die Mitochondrien an der Dotterbildung beteiligt sein, wobei sie sich aber nicht direkt in die Dotterkugeln umwandeln, sondern es soll ihnen nur „eine chemische, mehr fermentative Aufgabe bei der Dotterausfällung“ zukommen. Obwohl die Annahme eines Anteiles der Follikelzellen an der Dotterbildung im voraus ziemlich plausibel erscheint, konnte Bluntschli im mikroskopischen Bilde nichts finden, was dafür sprechen würde; seine Annahme trägt also einen rein hypothetischen Charakter. Die Beziehung zwischen den Mitochondrien und den Dotterkugeln

erscheint uns auch nach der Darstellung Bluntschlis derart unklar, dass man sie ebenfalls vielleicht nur für eine Hypothese ansehen kann, der eine greifbare Tatsachenbasis fehlt. Loyez, die die Dotterbildung bei einigen Ascidien studiert hat, nimmt für die Cynthideen eine ähnliche Beziehung zwischen Mitochondrien und Dotterkugeln an, wie Bluntschli: „Chez les Cynthidées . . . j'ai observé, . . . que les éléments vitellins ne derivent pas des mitochondries, mais se forment independamment de celles ci, que l'on retrouve jusqu'aux stades plus avancés entre les globules vitellins.“ Während sie für einige andere Spezies (Ciona, Ascidia, Molgula) eine direkte Umwandlung der Mitochondrien in Dotterkugeln beobachtet hat. Mit diesen zuletzt genannten Angaben stehen meine eigenen Beobachtungen im vollen Einklange.

Über die Stelle, an der in den Ovozyten der Ascidien zuerst die Dotterkugeln auftreten, liegen uns folgende Angaben vor. Floderus: „. . . ich habe bei Ciona . . . häufig eine . . . Dotterzone um den Kern beobachten können, während die periphere Schicht . . . noch fast hyalin . . . war.“ Dazu können wir auf Grund unserer Untersuchungen bemerken, dass in diesem Falle Floderus nicht die Dotterkugeln, sondern das Mitochondrienlager, welches ringartig in den jüngeren Ovozyten den Kern umgibt, gesehen hat, während die Dotterkugeln ganz diffus an verschiedenen Stellen des Plasmas auftreten, was auch Schaxel bei Ciona beobachtet hat: „Die ersten Dotterspuren finden sich nicht in besonderer Nähe des Kernes, wie oft angegeben wird, sondern sind im Plasma unregelmässig verbreitet.“ Eine perinukleäre Dotterbildung hat Crampton für Molgula angegeben, eine periphere Floderus für Clavellina. Bei Cynthia (Bluntschli) und bei Distaplia (Bancroft) sollen für den Dotter zwei Bildungszonen vorhanden sein, eine perinukleäre und eine periphere. Es würde mir die Vermutung ziemlich wahrscheinlich erscheinen, dass auch bei den übrigen Ascidien das angeblich perinukleäre Dotterlager in Wirklichkeit das Mitochondrienlager darstellt. Über das periphere Dotterlager kann ich nichts Bestimmtes aussagen; bei allen meinerseits untersuchten Formen (Ciona, Ascidia und Phallusia) war nichts davon zu sehen.

Die Dotterkerne tragen hinsichtlich der Ascidienovogenese ganz mit Unrecht diesen Namen; denn sie haben an der Dotterbildung gar keinen Anteil. Dafür konnten wir in dem Apparate

eine Struktur kennen lernen, die sich in einem grossen Maße an der Dotterbildung beteiligt, was dem mikroskopischen Bilde deutlich abzulesen ist (vide Kapitel III d).

e) Grundplasma.

Der Wechsel der Plasmachromasie, welcher während der Wachstumsperiode der Ovozyte stattfindet, scheint ein Vorgang zu sein, welcher sehr vielen Tiergruppen zukommt. In den letzten Jahren haben ihn Schaxel und Jörgensen für die Ovogenese verschiedener Tiere (Hydroiden, Echinodermen, Ascidien, Würmer, Medusen, Mollusken, Crustaceen, Fische, Amphibien) festgestellt, so dass es kaum einem Zweifel unterliegen kann, dass wir hier vor einer allgemeinen Erscheinung stehen. Wenn wir aber die betreffende Literatur gründlich studieren, so fällt es sofort auf, dass die Analyse dieses Vorganges viel an Genauigkeit zu wünschen übrig lässt, indem fast nie mit der genügenden Exaktheit nachgewiesen wurde, ob dieser Metabolismus, der sich durch den Wechsel der Färbung kundgibt, das ganze Plasma, oder nur gewisse, vielleicht auch nur einen Plasmakomponenten betrifft. Will man darüber klar werden, so ist es nötig, alle Plasmakomponenten, soweit dies möglich ist, in der Ovozyte zur Darstellung zu bringen, was wohl, soviel ich weiss, in den meisten Arbeiten nicht geschehen ist.

Den Wechsel der Plasmachromasie hat neuerdings Jörgensen an den Ovozyten von Patella studiert. Im Plasma dieser Zellen unterscheidet er zwei Komponenten, die er mit dem Namen Ergastoplasma I und II bezeichnet. Für das Ergastoplasma I gibt er an, dass es sich nicht elektiv färbt und auch nicht aus dem Kerne stammt. „Diese Substanz wächst mit dem Ei heran. Sie ist erst grobschollig und strangförmig . . ., bei wachsendem Eiplasma . . . zerstäubt sie sich in feinste Körnchen . . ., im ausgewachsenen Ei . . . sind . . . kleine Granula um grössere, hellere Eiweisskugeln gruppiert.“ Das Ergastoplasma II charakterisiert er folgendermaßen: „Es stammt nicht aus dem Kern, ist kein Chromatin, es färbt sich mit basischen Farbstoffen . . . liefert die Dottergranula, bei deren Bildung es verbraucht wird.“ Es erscheint erst im Plasma älterer Ovozyten und verschwindet aus ihm zu Ende der Ovogenese. Vor seinem Erscheinen und nach seinem Schwunde ist das Plasma oxyphil. Wenn wir diese

Angaben lesen, so kann man sich kaum eine genauere Vorstellung darüber machen, welchen aus anderen Zellen bekannten Plasmakomponenten diese Ergastoplasmen entsprechen. Man würde dies und jenes vermuten können, ein sicherer Vergleich mit anderen gut definierten Plasmakomponenten scheint mir aber unmöglich; selbst Jörgensen hat dies nicht vorgenommen und sich mit ziemlich unklaren, wenig aussagenden Bezeichnungen begnügt.

Einen vielleicht nicht viel besseren Eindruck erhält man aus der Lektüre derjenigen Arbeiten, die sich mit dem Chromasiewechsel des Plasmas während der Ovogenese der Ascidien beschäftigen, wobei sich natürlich die Mängel der älteren Angaben aus der damaligen Technik und aus dem Fehlen von spezifischen Methoden erklären lassen. Bei Floderus lesen wir über das Plasma der jüngsten und älteren Ovozyten von Ciona folgendes: „. . . man findet, dass es aus einer Menge von Körnchen besteht, die in einer hellen Zwischensubstanz zerstreut liegen, welche . . . dem ganzen Ei in diesem Stadium ein helles Aussehen verleiht. Bei Doppelfärbung wird die Kernsubstanz von Hämatoxylin gefärbt . . . . In einem etwas späteren Stadium nehmen die Körnchen erheblich an Zahl zu . . . . wodurch das Protoplasma ein . . . . granuliertes Aussehen erhält . . . ., das Ganze färbt sich intensiv durch Hämatoxylin oder Gentiana-Violett.“ Wenn wir nun ähnlich wie Bluntschli die Kornsubstanz von Floderus, was uns richtig erscheint, mit den Mitochondrien identifizieren, so würde der Chromasiewechsel des Plamas durch diese bewirkt sein, was aber dem Tatsachenbestande, wie wir uns an demselben Objekte überzeugt haben, nicht entspricht. Ob am Ende der Ovogenese dem Stadium der Chromasie eine sekundäre Achromasie folgt, erfahren wir aus seiner Arbeit nicht: Ganz ähnlich wie Floderus für Ciona, hat Bluntschli den Chromasiewechsel des Plasmas bei Cynthia aufgefasst, indem auch er das Stadium der Chromasie, welches nach unserer Nomenklatur dem Stadium der Basophilie entspricht, auf die Zunahme der Mitochondrienzahl zurückführt, die zwar mit der Entwicklung der Basophilie einhergeht, aber nicht mit ihr zu verwechseln ist. Seine Angaben erscheinen denjenigen von Floderus gegenüber insofern vollkommener, als er zu Ende der Ovogenese auch einen Zustand der sekundären Achromasie beobachtet hat. Retzius, der den Chromasiewechsel bei Ciona mittels derselben Färbungs-

methoden untersucht hat (Biondisches Gemisch) wie wir, äussert sich über das Plasma der wachsenden Ovozyte folgendermaßen: „Die ganz jungen .... Eier .... zeigen sich als .... rundeckige Körper mit hellem Protoplasma, in welches nur vereinzelte kurze, durch Eisen-Hämatoxylin gut färbbare, körnige Mitomschlingen eingelagert sind ... in den ... mehr vergrösserten .... Eiern .... findet man .... reichlichere Mitomschlingen im Protoplasma ..." Angesichts dessen, dass Retzius die Mikrosomen, die den Mitomfäden eingelagert und die an seinen Figuren zu sehen sind, mit den Mitochondrien identifiziert, könnte man annehmen, dass das Plasma der jüngsten Ovozyten bei Ciona schon ziemlich viele granulaförmige Mitochondrien besitzt, was aber der Wirklichkeit nicht entspricht, eine Tatsache, die mir zu beweisen scheint, dass man keineswegs überall die Mikrosomen, die man nach gewöhnlichen Fixierungen den Mitomfäden eingelagert findet, mit den Mitochondrien identifizieren kann; man würde in diesem Falle die Mikrosomen nur als lokale Verdichtungen der Mitomfäden ansehen können, die von den Mitochondrien zu unterscheiden sind. Über die Biondi-Bilder finden wir bei Retzius folgendes: „.... im Protoplasma bemerkt man in den jüngsten Eiern ... nur eine ... schwache rötliche oder bläuliche Färbung. In den ... folgenden Stadien ... tritt die bläuliche Färbung noch mehr hervor, obwohl sie im ganzen fortwährend schwach ist .... Ausserdem erkennt man .... im Protoplasma .... Inseln von rundlichen Körnern, welche meist gruppenweise liegen und zwar bald mehr in der Umgebung des Keimbläschens, indem sie in einem Ringe oder Halbringe um dasselbe angeordnet sind, bald weiter im Protoplasma hinaus; ..." Durch die von mir ausgeführten Untersuchungen mittels Biondis Färbungsmethode wurde nun dargetan, dass man hier zwei verschiedene Prozesse vor sich hat, nämlich erstens die Bildung des Mitomwerkes ... und zweitens die Absetzung einer körnigen Substanz in demselben Protoplasma, welche sich in dem Biondigemisch violett färbt und deshalb ... als chromatinhaltig betrachtet werden kann." In dieser ganzen Darstellung finden wir die einzelnen Plasmakomponenten nicht voneinander abgegrenzt; über das Verhalten des Apparates, der Mitochondrien, der Dotterkerne ist nichts in der Arbeit von Retzius zu finden. Man kann also aus dieser Darstellung nicht wissen, ob der Chromasiewechsel das ganze Plasma oder nur manche

und welche Plasmakomponenten betrifft. Seine Biondi-Bilder unterscheiden sich von den meinigen hauptsächlich darin, dass sie uns nicht das Stadium der vollkommenen Basophilie des Plasmas zeigen (reine Methylgrünfärbung); das Plasma der mittelalten Ovozyten ist auf den Bildern von Retzius immer nur „bläulich“ oder „violett“ gefärbt. Diese Differenzen mögen eine Erklärung darin finden, dass nicht alle Biondi-Gemische eine reine und elektive Färbung geben, was vielleicht auch auf die Bilder von Rezius bezogen werden kann.

Schaxel hat während der Ovogenese der Ascidien drei Hauptzustände des Plasmas unterschieden: primäre Achromasie, Chromasie, sekundäre Achromasie. Ob während dieser Zustände das Plasma oxyphil oder basophil ist, wurde mittels geeigneter Färbungen (Biondisches Gemisch, Safranin-Lichtgrün) nicht untersucht. Die Chromasie des Plasmas hat nach Schaxel folgenden Ursprung: „Das extranukleäre Chromatin verteilt sich . . . im Eiplasma und verleiht ihm, indem es die Eigenschaften, die es als Kernchromatin besass . . . . beibehält, eine bei allen versuchten Farbstoffen gleichmässig auftretende Tinktion.“ Da wir schon früher darauf hingewiesen haben, dass die Chromidien in den jungen Stadien (Fig. 4, 6 seiner Arbeit) in Wirklichkeit Mitochondrien und Mitochondrienkörper darstellen, so würde dann daraus konsequenter Weise resultieren, dass die Chromasie des Plasmas durch das Chondriom bewirkt wird, was keineswegs zutrifft. Wir haben im Gegensatze dazu feststellen können, dass dem Chromatinwechsel nicht das Chondriom, sondern das Grundplasma unterliegt, welches sich gegen alle anderen Plasmastrukturen gut abgrenzen lässt.

An dieser Stelle möchten wir noch auf die Beziehung, die mancherseits zwischen der Chromasie, respektive Basophilie des Plasmas und der Dotterbildung angenommen wurde, eingehen. Jörgensen macht darauf aufmerksam, dass das basophile Plasma, sein Ergastoplasma II, während der Entwicklung der Dotterkugeln (Patella) verbraucht wird, woraus er schliesst, dass sich aus ihm eben die letzteren entwickeln. Diese Deutung kann wohl für andere Objekte vielleicht zutreffend sein; auch für das wachsende Mitochondrium bei Ciona, welches aus dem Plasma gewisse Substanzen aufnehmen muss, wonach es sich in die Dotterkugel verwandelt, könnte angenommen werden, obwohl

direkt im mikroskopischen Bilde nichts davon zu sehen ist, dass es einen Teil der basophilen Substanz resorbiert, wodurch eben bei dem Anwachsen der Dotterkugelzahl die Basophilie des Plasmas immer schwächer wird. Bei unserem Objekte haben wir aber ausserdem noch mit einer anderen Erscheinung zu rechnen, die uns direkt zeigt, wo die basophile Substanz verlagert wird: wir sagten nämlich schon früher, dass in demselben Maße, wie das Plasma der Ovozyte sekundär oxyphil wird, die vorher oxyphilen Granula der Testazellen basophil werden. Unserer Ansicht nach wird der grösste Teil der basophilen Substanz aus der Ovozyte in die Testazellen ausgeschieden. Die Angabe Schaxels, dass während der Dotterbildung die Chromatinsubstanz verbraucht wird, stimmt mit unseren Untersuchungen gut überein; denn wie schon früher gesagt wurde, stellt uns seine Chromatinsubstanz das Chondriom, dar und dieses wird tatsächlich stark reduziert, indem sich eine grosse Zahl von Mitochondrien in Dotterkugeln umwandelt.

f) Glykogengehalt.

Bezüglich des Glykogengehaltes verhalten sich die Ovozyten bei verschiedenen Tiergruppen ziemlich verschieden. Während sich bei Ciona das Glykogen in sämtlichen Wachstumsstadien der Ovozyten im Plasma nachweisen lässt, tritt es bei anderen Tieren erst am Ende der Wachstumsperiode auf (Fasciola, Polystomum — Ortner-Schönbach, Astacus — Brammertz) oder es erscheint nur intermediär (Mesostomum, Thysanozoon — Brammertz) während der Ovogenese. Vollkommen glykogenfrei sollen sämtliche Wachstumsstadien der Ovozyten bei Cyclops, Moina, Gammarus (Brammertz), Caryophyllaeus, Calliobothrium und Anoplocephala (Ortner-Schönbach) sein.

g) Fett.

Im Gegensatze zu den Ovozyten anderer Tiere (z. B. Wirbeltiere, Nematoden), welche Fett enthalten, erscheinen die weiblichen Geschlechtszellen von Ciona während ihrer Wachstumsperiode fettfrei. Es konnte hier nicht einmal eine interimistische Fettablagerung, die unlängst Jörgensen für die Proteus-Ovogenese nachgewiesen hat, festgestellt werden.

h) Follikel- und Testazellen.

Über den Farbenwechsel, den die Granula der Testazellen aufweisen, liegen in der Literatur einige Angaben vor. Floderus

gibt folgendes an: „Mitunter finde ich in solchen Zellen vereinzelte Körner, die schon die blaue Farbe (des Hämatoxylins) angenommen haben, während die übrigen noch die hellrote (des Eosins) beibehalten, und es ist offenbar, dass erstere aus letzteren durch irgendeinen Umwandlungsprozess hervorgehen.“ Diese Beobachtung stimmt mit der unserigen gut überein, andererseits können wir aber Floderus nicht beipflichten, wenn er die roten Granula in den Testazellen jüngerer Ovozyten für eingewanderte Dotterkugeln hält. Anders äussert sich bezüglich dieser Granula Bluntschli: „. . . für den Übergang der einen in die andere habe ich keine einzige Beobachtung machen können . . . .“ Nach Bluntschli sollen die oxyphilen Kugeln in den älteren Ovozyten verschwinden und an ihrer Stelle die basophilen erscheinen. Im allgemeinen hält er sie nicht für eingewanderte Dotterkugeln, was richtig ist. Retzius hat diesen Farbenwechsel der Granula nicht beobachtet; nach ihm färbt sich das Plasma der Testazellen in allen Wachstumsstadien der Ovozyten „rötlich mit einem Anstrich ins Violette“.

V. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Einer besseren Übersicht wegen fassen wir am Ende der Arbeit die Ergebnisse unserer Untersuchungen in gedrängter Form nochmals zusammen:

1. Golgischer Apparat: Diese Struktur ist während der ganzen Ovogenese permanent, lässt sich auch im jungen Ei nachweisen und steht in keiner genetischen Beziehung zum Zellkern. In den jüngsten Ovozyten tritt der Apparat in diffuser Form auf (primär diffuser Zustand), geht hernach während des Wachstums der Ovozyte in ein komplexes, netzähnliches Gebilde über (komplexer Zustand), um sich am Ende der Ovogenese wiederum diffus im Plasma zu verteilen (sekundär diffuser Zustand). Er steht bei unserem Objekte in keiner steten topographischen Beziehung zu den Dotterkernen. Die drei erwähnten Zustände des Apparates entsprechen den drei typischen Zuständen der Chromasie des Grundplasmas, was auf eine enge Beziehung zwischen diesen beiden Plasmakomponenten (Substanzaustausch) zu schliessen erlaubt: Der primär diffuse Zustand des Apparates fällt zeitlich mit der primären Oxyphilie, der komplexe mit der Basophilie und der sekundär diffuse mit der sekundären Oxyphilie des Grundplasmas

zusammen. Nachdem der Apparat in den sekundär diffusen Zustand übergegangen ist, beteiligt er sich an der Dotterbildung auf die Weise, dass ein Teil seiner Elemente mit den Dotterkugeln verschmilzt, wodurch seine Masse einer erheblichen Reduktion unterliegt[1].

2. Dotterkerne. Diese Gebilde entwickeln sich aus kleinen rundlichen Körpern, die in keinem genetischen Zusammenhange mit dem Zellkerne stehen und die wegen ihres tinktoriellen Verhaltens, wie auch wegen der Mitochondrienproduktion, als Mitochondrienkörper angesprochen werden können. Zuerst erscheinen uns die Dotterkerne als kompakte Gebilde, hernach, währenddem die Abgabe der Mitochondriensubstanz aus dem Plasma fortdauert, entwickeln sich an ihnen stielförmige Fortsätze, die der Kernmembran von aussen anhaften, und sie selber nehmen allmählich die Form von Kapseln an. Der innige topographische Kontakt, in dem die Dotterkerne zum Kerne verbleiben, würde dafür sprechen, dass sie in einer physiologischen Beziehung zu ihm stehen, indem ihnen durch die stielförmigen Fortsätze Kernsubstanzen zugeführt werden. Schon in jüngeren Stadien degeneriert eine Anzahl von ihnen, so dass man in den Ovozyten, deren Apparat in den komplexen Zustand übergegangen ist, gewöhnlich nur einen, seltener zwei Dotterkerne antrifft. Während des weiteren Wachstums der Ovozyte verlieren auch diese den Kontakt mit dem Kerne; ihre Kapseln zerfallen in mehrere Teile, die hernach vollkommen aus dem Plasma verschwinden. Sie stellen somit transitorische Plasmagebilde dar, die am Ende der Ovogenese in Degeneration verfallen.

3. Mitochondrien: Diese Strukturen entwickeln sich aus den unter 2. erwähnten Mitochondrienkörpern, sind also mit den Dotterkernen gleichen Ursprungs. Sie behalten während der ganzen Ovogenese die Form von kleinen rundlichen Granula, die eine permanente Plasmastruktur darstellen und in sämtlichen Wachstumsstadien der Ovozyte, wie auch im jungen Ei, nachzuweisen sind. In den jüngeren Ovozyten bilden sie ein Lager um

[1]) Die Kriegsereignisse haben es mir unmöglich gemacht die Arbeit Cattaneos, die sich mit der Ovogenese bei den Wirbeltieren befasst, und die mir aus einem Referat erst nach dem Ausbruch des Krieges bekannt wurde, zu berücksichtigen. Seine Angaben bezüglich des Golgischen Apparates scheinen mit den meinigen gut übereinzustimmen.

den Zellkern herum, hernach nehmen sie das ganze Zellenplasma ein, um zu Ende der Ovogenese, nachdem die Dotterbildung vollendet ist, sich grösstenteils an der Zellenperipherie anzusammeln.

4. Dotterbildung: Der Dotter ist als ein Produkt des Chondrioms anzusehen, indem in Stadien, in welchen die Auflösung des Apparates begonnen hat, eine Anzahl von Mitochondrien stärker wächst und sich direkt in Dotterkugeln verwandelt. Über die Beziehung der Dotterkugeln zum Apparate wurde schon unter 1. berichtet. Die Entwicklung der Dotterkugeln ist nicht an einen bestimmten Bezirk des Plasmas gebunden, sondern findet an mehreren Stellen diffus in der Zelle statt. Das Dotterkernlager (couche vitellogène) der Autoren hat mit den Dotterkugeln nichts Gemeinsames und ist als ein Mitochondrienlager, in dem auch Apparat und Dotterkerne Platz nehmen, aufzufassen. Die Dotterkerne stehen mit den Dotterkugeln nur insofern in einer Beziehung, als sie beide dem Chondriom entstammen.

5. Das Grundplasma, welches von allen anderen Plasmakomponenten verschieden und aus einem dichten spongioplasmatischen Gerüst und Enchylemm zusammengesetzt ist, unterliegt während der Ovogenese einem tiefgreifenden Metabolismus, der sich im Wechsel seiner Färbung äussert. In den jüngsten Ovozyten ist es oxyphil (Zustand der primären Oxyphilie), hernach wird es basophil (basophiler Zustand), um am Ende der Ovogenese wiederum als oxyphil (Zustand der sekundären Oxyphilie) zu erscheinen. Über den Zusammenhang, der zwischen diesem Metabolismus und den Veränderungen des Apparates besteht, ist unter 1. nachzulesen. Die intensive Tingierung des Grundplasmas in der nächsten Umgebung des komplexen Apparates würde dafür sprechen können, dass der letztere gewisse Kernsubstanzen diesem zuführt und vielleicht gewissermaßen an dem Zustandekommen der Basophilie des Grundplasmas beteiligt ist.

6. Glykogengehalt. Im Plasma sämtlicher ovogenetischer Stadien konnte Glykogen nachgewiesen werden, welches immer in der Form von kleineren Granula und grösseren Schollen auftritt und den Zellkern vollkommen frei lässt. Mit dem Wachstum der Ovozyte nimmt es an Masse zu, wodurch sein relatives Quantum in allen Wachstumsstadien annähernd das gleiche bleibt.

7. Fettmangel. Im Plasma sämtlicher Wachstumsstadien lässt sich überhaupt kein Fett nachweisen. Alle Osmium-

schwärzungen sind auf den Lipoidgehalt einiger Plasmakomponenten (Apparat, Chondriom, Dotterkugeln) zurückzuführen.

8. Follikel- und Testazellen. Das Plasma dieser Zellen enthält zahlreiche lipoidhaltige Granula, die sich mit Osmiumsäure intensiv schwärzen. Nach Konservierung in lipoidlöslichen Medien und Biondi-Färbung erscheinen diese Granula bis zum Stadium der Basophilie des Grundplasmas als oxyphil. Nachdem aber das basophile Grundplasma allmählich in den Zustand der sekundären Oxyphilie übergeht, werden sie am Ende der Ovogenese basophil, was darauf hindeuten würde, dass sie die basophile Substanz des Grundplasmas in sich aufnehmen.

Paris, im Juli 1914.

Wegen der Kriegsereignisse erst im August 1915 zur Drucklegung abgegeben.

Literaturverzeichnis.

1. Bambeke, Ch. van: Recherches sur l'oocyte de Pholcus phalangoides. Archiv. de Biologie, T. 15, 1897.
2. Bancroft, F. W.: Ovogenesis in Distaplia occidentalis with remarks on other species. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., V. 35, 1899.
3. Beneden, E. van et Julin, Ch.: Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Archiv. de Biologie, T. 13, 1893.
4. Berenberg-Gossler, H. von: Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am 3. und 4. Bebrütungstage mit besonderer Berücksichtigung der Kern- und Plasmastrukturen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 81, 1913.
5. Bluntschli, Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie Cynthia micrococmus. Morphol. Jahrbuch, Bd. 32, 1904.
6. Brammertz, W.: Morphologie des Glykogens während der Eibildung und Embryonalentwicklung der Wirbellosen. Archiv f. Zellforschung, Bd. 11, 1913.
7. Buchner, P.: Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre. Biolog. Zentralblatt, Bd. 33, 1913.
8. Derselbe: Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese. Festschrift für R. Hertwig, Bd. 1, Jena 1910.
9. Caullery, M.: Sur les Ascidies composées du genre Distaplia. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 118, 1895.
10. Chubb: The growth of the oocyte in Antedon. A morphological study in the cellmetabolism. Philos. Transact. of the Royal Soc. of London, Ser. B, V. 198, 1906.

11. Conklin, E. G.: The organisation and cell-lineage of the Ascidian egg Journ. Acad. nat. Sc. of Philadelphia, V. 13, 1905.
12. Crampton, H. E.: Studies upon the early history of the Ascidian egg. Journal of Morphol., v. 15, 1899.
13. Cunningham, E.: On the history of the ovary and of the ovarian ova in certain marin fishes. Quart. Journal Microsc. Sc., V. 40, 1898.
14. Davidoff, M.: Über freie Kernbildung in Zellen. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol., München 1887.
15. Derselbe: Untersuchungen zur Entwicklung der Distaplia magnilarva D. V. einer zusammengesetzten Ascidie. Mitteil. d. Zool. Station Neapel, Bd. 9, 1889.
16. Deineka, D.: Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel- und Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. Anat. Anz., Bd. 41, 1912.
17. Duesberg, J.: Plastosomen, „Apparato reticolare interno" und Chromidialapparat. Ergebnisse d. Anatom. u. Entwicklungsgesch., Bd. 20, 1913.
18. Derselbe: Plastosomes et „organ-forming substances" dans l'oeuf des Ascidiens. Bull. de la Cl. Sc. Acad. R. de Belgique, 1913.
19. Fauré-Frémiet, E.: Etude sur les mitochondries des Protozoaires et cellules sexuelles. Archiv. Anat. microscop., T. 11, 1910.
20. Floderus, M.: Über die Bildung der Follikelzellen bei den Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 61, 1896.
21. Fol, H.: Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidiens et chez autres animaux. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 96, 1883.
22. Giard: Étude critique des travaux d'embryogénie relatifs a la parenté des Vertébrés et des Tuniciers. Arch. de zoolog. experim., T. 1, 1872.
23. Goldschmidt, R.: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zoolog. Jahrbücher, Anat., Bd. 21, 1904.
24. Gurwitsch, A.: Idiosom und Zentralkörper im Ovarialei der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900.
25. Hertwig, O.: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies, Teil III, Abt. 2. Morpholog. Jahrbuch, Bd. 4, 1878.
26. Hirschler, J.: Über die Plasmastrukturen (Golgischer Apparat, Mitochondrien u. a.) in den Geschlechtszellen der Ascariden (Spermato- und Ovogenese). Arch. f. Zellforsch., Bd. 9, 1913.
27. Hollander, F. D.: Recherches sur l'oogénèse et sur la structure et la signification de noyau vitellin de Balbiani chez les oiseaux. Ann. de la Soc. de Med. de Gand, 1903.
28. Jörgensen, M.: Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockes von Proteus anguineus (Grottenolm). Festschr. f. R. Hertwig, Bd. 1, 1910.
29. Derselbe: Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen. Arch. f. Zellforschung, Bd. 4, 1910.
30. Derselbe: Zellenstudien, I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums. Ibidem, Bd. 10, 1913.

31. Derselbe: Zellenstudien, II. Die Ei- und Nährzelle von Piscicola. Ibidem, Bd. 10, 1913.
32. Julin, Ch.: Structures et développement des glandes sexuelles; ovogénèse et fécondation chez Styleopsis grossularia. Bull. sc. de la France et de la Belgique, T. 24, 1892.
33. Derselbe: Les corps vitellin de Balbiani et les éléments de la cellule des Métazoaires qui correspondent au Macronucleus des Infusoires ciliés. Ibidem.
34. Kowalewsky, A.: Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 7, 1871.
35. Kupffer, C.: Die Stammesverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbeltieren. Ibidem, Bd. 6, 1870.
36. Derselbe: Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Ibidem, Bd. 8, 1872.
37. Lams, H.: Contribution à l'étude de la génèse du vitellus dans l'ovule des Amphibiens (Rana temporaria). Archiv. d'Anatom. microscop., T. 9, 1907.
38. Derselbe: Contribution à l'étude de la génèse du vitellus dans l'ovule des Teleosteens. Ibidem, T. 6, 1904.
39. Derselbe: Recherches sur l'oeuf de l'Arion empiricorum. Mém. publ. p. la Cl. d. Sc. Acad. R. de Belgique, Ser. 2, T. 2, 1910.
40. Loyez, M.: Sur la structure de l'oocyte de la femme à la période d'acroissement. Compt. Rend. Assoc. Anat., 13. Reun., Paris 1911.
41. Derselbe: Recherches sur le développement ovarien des oeufs meroblastiques à vitellus nutritif abondant. Archiv. d'Anatom. microscop., T. 8, 1906.
42. Derselbe: Les premiers stades de la vitellogénèse chez quelques Tuniciers. Compt. Rend. Ass. Anat., R. 11.
43. Lubosch, W.: Über Eireifung der Metazoen. Darstellung der Forschungen aus den Jahren 1902—1912 und Beurteilung ihrer Ergebnisse. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 21, 1914.
44. Maréchal, J.: Sur l'ovogénèse des Selaciens et de quelques autres Chordates. La Cellule, T. 24, 1907.
45. Mertens, H.: Recherches sur la signification du corps vitellin de Balbiani dans ovule des mammifères et des oiseaux. Archiv. de Biologie, T. 13, 1894.
46. Metschnikoff, E.: Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. 22, 1872.
47. Morgan, T. H.: The origin of the Test-Cells of Ascidians. Journal of Morpholog., vol. 4, 1891.
48. Moroff, Th.: Oogenetische Studien, I. Archiv f. Zellforschung, Bd. 2.
49. Munson, J. P.: The ovarian egg of Limulus (centrosome and yolk nucleus). Journal of Morpholog., V. 15, 1898.
50. Derselbe: Organisation and Polarity of Protoplasma. Verhandl. d. 8. internat. Zoolog.-Kongr., Graz 1912.
51. Derselbe: A comparative Study of the Structure and Origin of the Jolk Nucleus. Arch. f. Zellforsch., Bd. 8, 1912.

52. Nemec, B.: Über die Struktur der Diplopodeneier. Anat. Anz., Bd. 13, 1897.
53. Nusbaum, J.: Zur Kenntnis des Verhaltens des Kernkörperchens und dessen Derivate bei der Ovogenese einiger Tiefseefische. Ibidem, Bd. 43, 1913.
54. Ortner-Schönbach, P.: Zur Morphologie des Glykogens bei Trematoden und Cestoden. Arch. f. Zellforsch., Bd. 11, 1913.
55. Pizon, H.: Les membranes embryonnaires et les cellules de rebut chez les Molgules. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 122, 1896.
56. Retzius, G.: Biologische Untersuchungen. Bd. 16, 1911.
57. Roule, L.: Sur le développement des enveloppes ovulaires chez les Tuniciers. Rec. zoolog. Suisse, T. 2, 1885.
58. Russo, A.: Sull' origine dei mitochondri e sulla formazione del deutoplasma nell' oocite di alcuni Mammiferi. Boll. R. Acad. dei Lincei, Roma 1907.
59. Sabatier, A.: Recherches sur l'oeuf des Ascidiens. Rev. des Sc. Nat., Sér. 3, T. 2, 1883.
60. Derselbe: De l'ovogénèse chez les Ascidiens. Compt. Rend. de l'Acad. Sc., Paris 1883.
61. Derselbe: Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. Rec. zoolog. Suisse 1884.
62. Schaxel, J.: Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien. Archiv f. Zellforsch., Bd. 4, 1910.
63. Derselbe: Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien. Anat. Anzeiger, Bd. 39, 1911.
64. Derselbe: Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 76, 1911.
65. Derselbe: Das Verhalten des Chromatins bei der Eibildung einiger Hydrozoen. Zoolog. Jahrbücher (Anat.), Bd. 31, 1911.
66. Seeliger, O.: Eibildung und Knospung von Clavellina lepadiformis. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, Bd. 85, 1882.
67. Sjövall, E.: Ein Versuch, das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Ovogenese zu homologisieren. Anat. Anz., Bd. 28, 1906.
68. Skrobansky: Zur Frage über den sogenannten Dotterkern bei Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62, 1903.
69. Sommer, A.: Beobachtungen am überlebenden Ovarialei der Ascidien. Anat. Anz., Bd. 26, 1905.
70. Sonnenbrodt: Die Wachstumsperiode der Oocyte des Huhnes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72, 1907.
71. Vejdovsky: Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Verhandlung. d. königl. böhm. Gesellsch. d. Wiss., 1907.
72. Van der Stricht, R.: Vitellogénèse dans l'ovule de la chatte. Archiv de Biologie, T. 26, 1911.
73. Derselbe: Les „Pseudochromosomes" dans l'oocyte de chauvesouri. Compt. Rend. de l'Assoc. Anatom., 1902.
74. Derselbe: La structure de l'oeuf des Mammifères. Bull. de l'Acad. R. de Med. de Belgique, 1905.

75. Van Durme, M.: Les mitochondries et la méthode de Sjövall dans l'oogénèse des oiseaux. Ann. de la Soc. de Med. de Gand, T. 87, 1907.
76. Weigl, R.: Vergleichend-zytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopschschen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere. Bull. de l'Acad. Sc. Cracovie, 1912.
77. Winiwarter, H.: Recherches sur l'ovogénèse et organogénèse de l'ovaire des Mammiferes. Archiv. d. Biologie, T. 17, 1900.
78. Winiwarter et Sainmont: Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse des Mammiferes. Archiv. de Biologie, T. 24, 1909.
79. Zoja, L. e R.: Intorno ai plastiduli fucsinofili (bioblasti dell'Altmann). Mem. del R. Istit. Lomb. di Sc. et Lett., vol. 16, 1891.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI—IX.

Sämtliche Figuren wurden unter einem Leitzschen Mikroskop mittels Camera lucida angefertigt; die Figuren 8, 26—34 bei einer Vergrösserung Oc. 3, Obj. 6, alle übrigen Figuren bei einer Vergrösserung Oc. 3, Homog. Immersion $^1/_{12}$. Sämtliche Figuren mit Ausnahme der Fig. 12 beziehen sich auf die Ovogenese von Ciona intestinalis.

Tafel I.

Fig. 1—6. Ovozyten steigenden Alters; im Plasma ist der geschwärzte Golgische Apparat zu sehen. Die kapselförmigen Gebilde auf Fig. 5 und 6 stellen die Dotterkerne dar (Kopschsche Methode).

Fig. 7. Ältere Ovozyte, in deren Plasma Mitochondrien und ein Dotterkern zu sehen sind. Fixiert nach Flemming, gefärbt mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 8. Ältere Ovozyte, in deren Plasma Mitochondrien und Dotterkugeln liegen (Sjövallsche Methode).

Fig. 9, 10. Zellenfragmente aus älteren Ovozyten, die den Zellkern enthalten; an ihrer Peripherie sind die gestielten Dotterkerne zu sehen. Fixiert nach Carnoy, gefärbt mit Eisenhämatoxylin, hernach stark differenziert.

Fig. 11. Fragment einer älteren Ovozyte, den Zellkern enthaltend; an seiner Peripherie der gestielte Dotterkern, im Plasma das Apparatnegativ und die Mitochondrien. Fixiert nach Carnoy, gefärbt mit Eisenhämatoxylin, hernach schwach differenziert.

Fig. 12. Lymphzellen von Ciona intestinalis, geschwärzte Granula und Fäden enthaltend (Sjövallsche Methode).

Fig. 13. Junge Ovozyte mit Mitochondrien und Dotterkernen im Plasma. Fixiert nach Flemming, gefärbt mit Eisenhämatoxylin.

Fig. 14. Junge Ovozyte, den geschwärzten Golgischen Apparat enthaltend (Kopschsche Methode).

Tafel II.

Technische Behandlung für sämtliche auf dieser Tafel dargestellten Ovozyten gleich: Fixierung nach Kopsch, Färbung nach Altmann.

Fig. 15. Jüngste Ovozyten; im Plasma rote Mitochondrienkörper und schwarze Apparatelemente.

Fig. 16. Etwas ältere Ovozyten; im Plasma ausser den Plasmastrukturen, die auf Fig. 15 zu sehen sind, noch rote, granulaförmige Mitochondrien.

Fig. 17. Junge Ovozyten verschiedenen Alters; im Plasma der Apparat, Mitochondrien und Dotterkerne zu sehen.

Fig. 18. Eine etwas ältere Ovozyte wie auf Fig. 17; im Plasma der schwarze Apparat, der gelbe Dotterkern und die roten Mitochondrien.

Fig. 19. Ovozyte mit komplexem Apparat; am Kern ein grosser Dotterkern, im Plasma die roten Mitochondrien.

Fig. 20. Ältere Ovozyte als auf Fig. 19; der Apparat beginnt sich aufzulösen; Beginn der Dotterbildung.

Fig. 21. Ältere Ovozyte als auf Fig. 20; der aufgelöste Apparat; fortgeschrittene Dotterbildung.

Fig. 22. Ziemlich ausgewachsene Ovozyte, deren Plasma mit Dotterkugeln erfüllt ist.

Fig. 23. Ältere Ovozyte als auf Fig. 22; der Apparat beteiligt sich an der Dotterbildung.

Tafel III.

Technische Behandlung wie für die auf Tafel VII dargestellten Ovozyten.

Fig. 24. Halbausgewachsene Ovozyte mit zwei Dotterkernen, Apparat und Mitochondrien im Plasma.

Fig. 25. Vollkommen ausgewachsene Ovozyte; ihr Plasma stark mit geschwärzten Dotterkugeln beladen, daneben die schwarzen Apparateelemente und die roten Mitochondrien.

Tafel IV.

Technische Behandlung für sämtliche Ovozyten gleich: Fixierung nach Carnoy, Färbung nach Biondi-Heidenhain.

Fig. 26, 27. Jüngste Ovozyten: Primäre Oxyphilie des Grundplasmas und Übergangsstadien zu dessen Basophilie.

Fig. 28. Ältere Ovozyten: Vollkommene Basophilie des Grundplasmas.

Fig. 29. Etwas ältere Ovozyte wie auf den Figuren 26, 27: Übergangsstadium zur Basophilie des Grundplasmas.

Fig. 30. Ältere Ovozyte als auf Fig. 28: Übergangsstadium zur sekundären Oxyphilie des Grundplasmas.

Fig. 31. Weiteres Übergangsstadium zur sekundären Oxyphilie des Grundplasmas.

Fig. 32. Ausgewachsene Ovozyte mit sekundär oxyphilem Plasma.

Fig. 33. Halbausgewachsene Ovozyte: Vollkommene Basophilie des Grundplasmas.

Fig. 34. Ältere Ovozyte als auf Fig. 33: Übergangsstadium zur sekundären Oxyphilie des Grundplasmas; der Dotterkern in Degeneration begriffen.

Untersuchungen über den Vorgang der Befruchtung.

I. Der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung von Ascaris megalocephala.

Von

Hans Held.

Hierzu Tafel V—X.

Inhaltsübersicht.

1. Einleitung.

Das Fundament der heutigen Befruchtungslehre haben 1875 die berühmt gewordenen Beobachtungen von O. Hertwig an den Eiern von Toxopneustes lividus geschaffen. Sie wiesen nach, dass die Vereinigung zweier Zellenkerne, des Eikerns und des Spermakerns, den hauptsächlichsten inneren Vorgang bei der Befruchtung bildet. Dann sind 1883 hinzugekommen die genialischen Untersuchungen von E. Van Beneden über den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala, welche eine Fülle neuer Gesichtspunkte gebracht haben. Eines ihrer Resultate ist, dass nur der winzig kleine Kern der Spermie einen aktiven Anteil an der Befruchtung habe. Denn er sei der einzige Teil der Spermie, welcher nach Ausstossung des II. Richtungskörperchens eine aufsteigende Entwicklung zum männlichen Vorkern durchmache, welcher den vom reifenden Ei in den zwei Richtungskörperchen ausgestossenen Halbkern zu ersetzen habe

und dadurch zugleich das Ei wieder teilungsfähig mache. Dem Protoplasma der Spermie komme dagegen sicherlich oder wenigstens höchst wahrscheinlich keine irgendwie bedeutungsvolle Rolle hierbei zu. Es degeneriere in der Hauptsache körnig im Dotter des befruchteten Eies, mit zwei geringfügigen Ausnahmen nur. Die erste betreffe eine schmale perinukleäre Plasmazone, welche aber bald in den männlichen Vorkern einbezogen werde, und die zweite einen ebenfalls nur kleinen weiteren Teil des Spermienprotoplasmas, welcher den zur Bildung der perivitellinen Substanzen aufgebrauchten Teil des Eiprotoplasmas wiederherzustellen habe. Mag auch sonst die Van Benedensche Theorie der Befruchtung, welche gewisse ausgestossene Gebilde des Eies durch solche der Spermie ersetzt werden lässt, so verschieden erscheinen von derjenigen, welche O. und R. Hertwig (1a) als ganze Durchdringung der Substanzen von Ei und Spermakern definiert haben, so stimmen doch beide Forscher und mit ihnen in der Folge zahlreiche weitere Beobachter darin überein, dass das Wesen des ganzen Befruchtungsvorgangs hauptsächlich an die Kerne der beiden Geschlechtszellen gebunden ist und von ihrem Verhalten und Schicksal schliesslich bestimmt wird.

Den Anteil des Protoplasmas bei der Befruchtung festzustellen, haben bisher nur sehr wenige und auch wenig weit tragende Untersuchungen unternommen. Das liegt daran, dass die Methoden hierfür lange Zeit gefehlt haben, während bereits diejenigen ausgebildet waren, welche die Kerne der Zellen zu färben und ihre morphologischen Veränderungen wenigstens nach bestimmten Richtungen hin zu analysieren im Stande waren. Erst die Altmannsche Granulamethode (3) hat 1890 hierin einen Wandel herbeigeführt. Mit ihrer Hilfe haben dann bald (1891) L. und R. Zoja ausser anderem, und eigentlich ohne diese Seite des Befruchtungsproblems besonders in Angriff nehmen zu wollen, auch die Protoplasmastruktur der Spermie und des Eies von Ascaris megalocephala während der ersten Phasen der Befruchtung studiert. Als sie auf Altmannpräparaten die Protoplasmagranula der eingedrungenen Spermie und die des befruchteten Eies leuchtend rot dargestellt sahen und gewisse auffallende Veränderungen beider Granulabilder in der Folge der Befruchtung festgestellt hatten, kamen sie zu dem Schluss, dass sich bei dem

Befruchtungsvorgang die Granula der beiden Geschlechtszellen (sie nennen die Altmannschen Protoplasmagranula Plastidulen) mit einander vermengen. Was in der Folge aus der Vermischung der beiderseitigen Granula wird, das haben die Brüder Zoja unerforscht gelassen. Dass dieser Vermischungsprozess ein wichtiges Problem bedeuten könne, haben sie nicht geäussert. Was sie gesehen und beschrieben haben, ist, dass die Spermie eine Menge auffallend grosser Protoplasmagranula in das Innere des Eies einführt, und dass bald, ungefähr zur Zeit des 1. Richtungskörperchens, das bis dahin klar begrenzte Bild der an groben Granulis reichen und im Mittelpunkt des Eies eingestellten Spermie weniger scharf und etwas später überhaupt nicht mehr als solches vorhanden ist. Ihre Beschreibung lautet (S. 248): „Quando i plastiduli numerosi cingono lo spermatozoo, questo dapprima resta bene individualizato, ma poi i suoi plastiduli si vedono farsi meno distinti e confondersi insensibilmente con qualli d'ell uovo (Fig. 24). Come ciò avven non abbiamo potuto vadere." Das ist die allzu kurze und wenig eindringliche Beobachtung der Gebrüder Zoja, auf die ich später noch einmal genauer zurückkommen werde. Eine entscheidende Beobachtung über das Schicksal der spermiogenen Granula bei der Befruchtung kann man diese erste jedenfalls nicht nennen. Es fehlt in ihr an einem Beweis, dass sich in der Tat die Granula der Spermie mit denen des Eies vermengen und nicht etwa an Ort und Stelle und nach kürzerer oder längerer Zeit allmählich im Eidotter auflösen. Neuerdings hat dann Meves (4) das gleiche Objekt mit der gleichen Methode untersucht. Seine reich illustrierte Darstellung, welche den Befruchtungsprozess etwas weiter und vor allem genauer verfolgt hat, ungefähr bis zum Stadium des Beginnes der 2. Reifeteilung, bringt eine Menge von Einzelheiten, die weiter unten zu prüfen sein werden. Ihr Resultat ist ein anderes als das der Zojaschen Skizze. Es zerlegen sich nach Meves die groben Granula der Spermie (Meves nennt sie Plastosomen usw.) in kleinere; dann trennen sich diese von der Zwischensubstanz der Spermie und wandern nun in den Eidotter aus, wo sie sich mit den weiblichen Plastosomen vermischen, um endlich mit ihnen und zwar noch vor Beginn der zweiten Reifeteilung zu verschmelzen. Seinen Beobachtungen hat Meves eine Theorie hinzugefügt. Nach dieser bedeuten die Plastosomen

„den einzigen Bestandteil des Protoplasmas“, welcher bei der Befruchtung für eine „Übertragung der erblichen Eigenschaften wirksam“ sein kann; die Zwischensubstanz werde „von dem Eikörper resorbiert“.

Sind die Mevesschen Beobachtungen richtig, sind ihre Schlussfolgerungen wirklich stichhaltig? In einer kritischen Betrachtung ist Retzius (10) zu dem Resultat gekommen, dass die Ergebnisse der Mevesschen Untersuchung in der Luft schweben. Schon für den Vorgang der Verschmelzung männlicher und weiblicher Plastosomen sei keine Spur eines Beweises erbracht. Zu dem gleichen Resultat bin auch ich gelangt, nicht allein infolge einer solchen literarischen Analyse, sondern vor allem auf Grund einer neuen Untersuchung des gleichen Objektes mit einer neuen Doppelfärbung, die es erlaubt, gewisse Anteile des Spermienprotoplasmas und die des befruchteten Eies selbst so different zu färben, dass sie sich auf allen Stadien des Befruchtungsprozesses und bis in die Periode der Furchung des Eies hinein voneinander unterscheiden lassen. Damit ist ein neuer Weg beschritten worden, welcher tiefer in das Geheimnis der Befruchtung zu führen vermag und jenen Schleier ein wenig heben muss, welcher bisher einen genaueren Einblick in das Schicksal des Protoplasmas der befruchtenden Spermie verhindert hat. Nur eine Reihe von morphologischen Zuständen vermag die neue Methodik zu enthüllen. Jede Frage nach der Bedeutung derselben für das Wesen des Befruchtungsprozesses bedarf dagegen einer besonderen Untersuchungsweise. Es müsste der hier beschrittene Weg mit einem anderen zusammentreffen, welcher neue und entscheidende Vorstellungen von der Natur und der Bedeutung der Altmannschen Körner und Fäden im Protoplasma für das Leben und die Leistungen der Zellen herbeiführt.

In zwei kürzeren Mitteilungen (5) habe ich bereits einige Ergebnisse meiner Untersuchung mitgeteilt. Eingehender und auf Grund weiterer Beobachtungen über das Verhalten der Grundsubstanz der Spermie und ihrer Mikrosomen komme ich jetzt auf das gleiche Problem in dieser Abhandlung zurück, von der ich hoffe, dass sie die einleitende zu einer Reihe weiterer und ausgedehnterer Untersuchungen werden möge.

2. Zur Methodik.

Färbung.

Von vielen Besonderheiten ist nach meinen bisherigen Erfahrungen jede Differenzfärbung der einzelnen Teile der Spermie im befruchteten Ei abhängig. Zu ihnen gehört schon die Art der Einbettung. Die Paraffineinbettung z. B. erschwert oder verhindert sogar eine umfassende und zuverlässige Kontrastfärbung der Granula der Spermie und derjenigen des Eies. Ob das ausschliesslich oder wenigstens zum Teil auf einer wenn auch nur geringfügigen Lösung von bestimmten Substanzen der Granula in den auch das Einbettungsparaffin lösenden Flüssigkeiten beruht, will ich unentschieden lassen. Die Einbettung in Celloidin erhält viel besser gewisse für solche spätere Unterscheidung wichtigen Eigenschaften. Es kommt hinzu, dass sie weniger schrumpfend wirkt. Sie hat aber, abgesehen von der langen Zeit der Einbettungsdauer, den grossen Nachteil, dass sie die dicken Eischalen ungefähr vom Stadium des 2. Richtungskörperchens an kaum oder überhaupt nicht mehr durchdringt, so dass die Eier aus den angeschnittenen und geöffneten Schalen herausfallen. Hier hilft nur das jedesmalige Aufpinseln einer neuen Celloidinlösung, die unter gewissen Bedingungen eindringen und nachher erhärtet werden muss. Ein zweiter und noch schwererer Nachteil ist, dass das in Celloidin eingebettete Material schnell durchgearbeitet werden muss. Ein Material, welches einige Wochen in dem 80proz. Härtungsalkohol gelegen hat, gibt keine sichere Doppelfärbung mehr. Dieser Umstand spricht dafür, dass chemische Unterschiede zwischen den Granulis der Spermie und denen des Eies wenigstens zum Teil die Ursache für eine solche Doppelfärbung beider Granulaarten abgeben. Wie erheblich diese Differenz sein wird, ist fraglich, ebenso wie die Möglichkeit, ob nicht eine ungleiche Dichtigkeit und eine ihr entsprechende differente Absorptionsgrösse beider Arten von Granulis für bestimmte Farbstoffe mit im Spiele ist. Die Grösse der Granula ist es nicht (siehe weiter unten in Kapitel 6 meine Polemik mit Meves).

Den Ausgangspunkt für diese Färbung hat mir eine zufällige Beobachtung gegeben, wonach die Granula der beiden mit-

einander vereinigten Geschlechtszellen eine ungleiche Differenzierungsgrösse bei bestimmten Beizfärbungen besitzen. Es gelingt unter gewissen Bedingungen leicht, die eine Art von Granulis ganz oder nahezu vollständig zu entfärben, während die andere noch intensiv gefärbt bleibt. Diese Differenz ist im Anfang der Befruchtung so gross, dass jene Prozedur selbst auf über 30 μ dicken Celloidinschnitten glatt gelingt. Bei bestimmter Fixierung, Beizung und Vorfärbung lassen sich also die groben Granula der eingedrungenen Spermie sowohl, wie ihre soviel kleiner gewordenen Teilungsprodukte leicht gegenüber den Eigranulis entfärben, so dass sie dann mit einer Kontrastfarbe, die aber wiederum zu differenzieren ist, nachgefärbt werden können. Für diese Doppelfärbung habe ich die Altmannsche Fuchsinpikrinsäuremethode verwandt und mit ihr als erste Färbung oder Vorfärbung die vor einigen Jahren von mir angegebene Molybdänhämatoxylinfärbung kombiniert, welche so intensive Farbtöne liefert, dass sie nicht so leicht von dem Farbwert des nachfolgenden Fuchsins und der Pikrinsäure unterdrückt oder aufgehoben wird. Die Molybdänhämatoxylinfärbung allein lässt nach ihrer Differenzierung im Eiprotoplasma zahlreiche dunkelschwarz gefärbte Granula übrig und dazwischen andere, die blass gelblich erscheinen. Das sind also zwei Arten von Eigranulis, die ich als schwarze und gelbe Eigranula zunächst unterscheiden will. Von den mehr oder weniger weissgelblich entfärbten groben Granulis der Spermie lassen sich die ersteren ohne weiteres und die letzteren unter gewissen weiteren Bedingungen leicht unterscheiden. Es entfärben sich die gelben Eigranula noch schneller wie jene und besitzen, was für den Erfolg der ganzen Doppelfärbung wichtig ist, eine geringere Affinität zur Fuchsinfärbung. Mit der Pikrinsäure allein lassen sie sich nicht immer völlig entfärben. Schickt man aber eine zweite und besondere Entfärbung nach, so gelingt es dann, diese zweite Art von Eigranulis als nur noch gelb gefärbte von den intensiv rot leuchtenden Granulis der eingedrungenen Spermie optisch zu trennen. Der Erfolg dieser Doppelfärbung ist schliesslich, wenn alles richtig abgepasst worden, ein ganz auffälliger. Sehe ich von gewissen Würmern ab, bei denen sich die befruchtenden Spermien zur Fuchsinfärbung refraktär verhalten, oder von sonst nur sehr vereinzelten

Eiern, deren eingedrungene Spermien orangefarbene bis graugelbe Granula zeigen, so ist das überwiegende allgemeine Resultat der Differenzfärbung, so wie sie mir heute zu Gebote steht, dies, dass zwar die Farbwerte der drei Granulaarten, derjenigen der Spermie und der beiden des Eies, nicht absolut gleich ausfallen, dass aber andererseits eine so bemerkenswerte und charakteristische Reihe von Entwicklungsstadien des ganzen Befruchtungsprozesses sich darstellt, dass sie ungezwungen aufeinander bezogen werden müssen und nicht als ein Farbenspiel des Zufalls gelten können. Ich habe anfänglich gezweifelt, ob denn auch wirklich jedes leuchtend und rein rot gefärbte Granulum der späteren Befruchtungsbilder, etwa zur Zeit der zweiten Reifeteilung oder zu der der beiden Vorkerne, auf die Spermie zurückzuführen sei, weil mir der Gedanke neu und überraschend erschien, dass die Protoplasmagranula einer Spermie und diejenige des Eies so different beschaffen seien, dass man sie voneinander unterscheiden könnte. Es kam hinzu, dass mir anfangs die Entfärbung der gelben Eigranula, wenn auch nur auf einem bestimmten Stadium, nicht gleichmässig gelang. Jetzt, wo diese Schwierigkeit an dem gleichen Material geschwunden ist und eine vollständige Reihe von Entwicklungsstadien vom Anfang bis zum Ende der Befruchtung hinzugekommen, erscheint mir dieses Bedenken beseitigt. Wegen gewisser Farbdifferenzen der drei hauptsächlichsten Granulaarten auf einzelnen Präparaten oder solcher, die den Eiern verschiedener Würmer entstammen, habe ich keine Bedenken mehr. Es ist das eine Differenz, die nach allen meinen bisherigen Erfahrungen zu einem Teil aus dem ungleichen Verhalten der verschiedenen Würmern entnommenen Eier in der gleichen Fixierungsflüssigkeit herrührt, zum andern Teil von den nicht ganz auszugleichenden Unterschieden in der Intensität der beiden Färbungen und ihrer Differenzierung im einzelnen abhängig ist und vielleicht immer sich einstellen wird, wenn nicht eine methodisch fortgesetzte Untersuchung helfen wird.

Die Farbdifferenzen der drei Granulaarten auf den vollständig gelungenen Präparaten, der roten der Spermie und der schwarzen und gelben des Eies sind bei den verschiedenen Schnitten angehörenden Eiern folgende.

Die groben Granula der eingedrungenen Spermie entfärben sich mitunter, aber selten, nicht völlig; sie behalten einen grauen Unterton, so dass sie dann nach beendeter Doppelfärbung nicht rein rot, sondern etwas graurot oder mattrot aussehen. Doch ist dieser Farbton nie so kräftig, dass ihn nicht die leuchtend rote Fuchsinfarbe frischer Präparate überstrahlen würde. Erst auf abgeblassten Präparaten tritt je nach dem Zurückgehen des Fuchsins der von der ersten Färbung herrührende Farbrest hervor. Für bedeutungsvoll kann ich diesen Fehler der Doppelfärbung nicht ansehen. Denn ein Vergleich solcher Präparate mit anderen vom gleichen Befruchtungsstadium und reiner Differenzierung lässt eine Fehlerquelle ausschliessen, die für die Deutung späterer Befruchtungsbilder mit ihrer Verteilung der Spermiensubstanzen im Eidotter verhängnisvoll werden könnte. Seltener ist, dass die Granula einer und derselben Spermie ungleich differenziert sind. Meistens sind sie, wie erwähnt, entweder gleichmässig rot oder gleichmässig mattrot gefärbt. Das kann für eine relative, d. h. bei der von mir angewandten Doppelfärbung so erscheinenden Gleichartigkeit aller Granula der Spermien sprechen. Sicher ist dies aber keineswegs, wie ich ausdrücklich hervorheben will. Die Grösse der Granula, die bei den verschiedenen Spermien verschiedener Würmer nicht die gleiche ist, hat keinen Einfluss auf diese ihre färberische Differenzierbarkeit. In den selteneren Fällen nun finden sich zum Unterschied hiervon bei der einen oder anderen Spermie unter den vielen rein roten Granulis einzelne graurot gefärbte, oder auch mehr orange- oder graugelb aussehende Granula, welche an die Altmannschen Bilder von den Körnern der ruhenden Parotis erinnern. Dieses letztere ist auffällig und zwar um so mehr, als es bei bestimmten Würmern solche eingedrungenen Spermien in Überzahl gibt, deren grobe Granula alle nur leicht orange oder sogar meistens graugelb gefärbt bleiben. Die Affinität der Protoplasmagranula solcher Spermien ist äusserst gering. Was dieses Phänomen bedeuten mag, ist schwer zu entscheiden. Um eine ungenügende oder geringere Osmierung, welche die Ursache für diese minimale oder sogar versagende Färbbarkeit abgeben könnte, handelt es sich nicht. Nach den Untersuchungen A. Fischers hat die Osmiumsäure in dem Altmannschen Gemisch einen starken Beizwert für die nachfolgende Fuchsin-

färbung. Es gelingt aber in meinem Falle nicht, durch eine sekundäre Osmiumbehandlung der Schnitte usw. eine gleiche Fuchsinfärbbarkeit wie sonst herzustellen oder auch nur annähernd zu erreichen. Auf irgend einer ungleichen Fixierungswirkung oder einer Schädigung der Eier vor der Fixierung beruht dieser fragliche Farbenunterschied ebenfalls nicht. Vielleicht sind dies Spermien, deren grobe Protoplasmagranula irgend eine chemisch-physikalische Besonderheit besitzen, eine Besonderheit, die sich hier nur in dieser geringen, ja negativen Färbbarkeit äussert, in Wirklichkeit aber mehr bedeuten könnte und dann von irgend welchem Einfluss für die weitere Entwicklung und Art des Embryos wäre. Bei den nicht eingedrungenen Spermien habe ich übrigens bisher nicht ein einziges Mal unter den vielen Würmern diese Färbungseigentümlichkeit gefunden. Dieser Unterschied im Verhalten zum Fuchsin kann also nur ein sekundärer sein, welcher erst durch den Einfluss des Dotters auf solche Spermien resp. deren Granula herbeigeführt worden ist. Die Differenz dieser Granula der fraglichen Spermien wäre also so fein, dass sie vor der Kopulation bei der angewandten Doppelfärbung nicht sichtbar zu machen wäre. Oder man müsste annehmen, dass es zwei Arten von Eiern gäbe, deren unterschiedlicher Chemismus eine in diesem Fall so auffällige und merkwürdige Wirkung auf die Färbbarkeit der Spermiengranula hätte. Dass der Dotter des befruchteten Eies eine in der Färbbarkeit der Spermie zum Ausdruck kommende allgemeine Wirkung auf das Protoplasma der Spermie hat, ist ja ein durch Van Beneden bekannt gewordener und höchst auffälliger, leicht zu konstatierender Vorgang, von dem nur einige Autoren merkwürdigerweise nichts wissen wollen. Es ist also nur eine Weiterführung derselben Idee, auch hier eine Einwirkung des Dotters anzunehmen, wo es sich um die Erklärung dieser bei Granulamethoden nicht minder auffallenden Differenz zwischen den Granulareaktionen dieser verschiedenen, ja entgegengesetzt sich verhaltenden Spermien handelt. Für die Richtigkeit dieser Annahme von dem Einfluss des Dotters auf die Farbreaktion der Spermiengranula spricht im übrigen ein Umstand, der schon bei der kopulierenden Spermie im Beginn zu beobachten ist. Es ist allgemein die Entfärbbarkeit der Granula bei den nicht kopulierenden Spermien eine geringere gegenüber der Molybdänhämatoxylinfarbe.

Das Verhalten der Eigranula bei der Molybdänhämatoxylinfuchsinfärbung ist folgendes. Während die einen, die schwarzen Eigranula, das Molybdänhämatoxylin ausserordentlich gut festhalten und kaum oder erst nach langer Zeit entfärbt werden können, differenzieren sich die anderen, die gelben Eigranula, ausserordentlich leicht, noch schneller wie die Spermiengranula, von denen sie sich aber durch eine andersartige Entfärbbarkeit nach der Fuchsineinwirkung unterscheiden lassen. Wäre diese letztere Eigentümlichkeit nicht vorhanden, so würde die von mir angewandte Doppelfärbung überhaupt nicht zu dem Ziel geführt haben, die Granula der Spermie von denen des Eies bei der Befruchtung zu unterscheiden und das theoretisch so wichtige Schicksal der ersteren im Ei und auch weiterhin in den Furchungszellen zu verfolgen. Im übrigen sind die Farbdifferenzen, welche die schwarzen Eigranula unter Umständen auf den einzelnen Schnitten und in den Eiern verschiedener Würmer zeigen können, folgende. Sie verhalten sich im allgemeinen umgekehrt wie diejenigen der Spermiengranula. Da ihre Affinität zum Molybdänhämatoxylin ungefähr ebenso gross ist wie zum Fuchsin, aber eher etwas grösser wie geringer ist, so hängt der durch die Doppelfärbung ihnen gegebene Farbton sowohl von der Intensität der Differenzierung nach der Molybdänhämatoxylinfärbung ab wie von derjenigen der Altmannschen Methodik und der dieser nachfolgenden Schlussdifferenzierung. Das Resultat dieser vielfachen Einwirkung ist eine Farbdifferenz, welche je nach dem Grad des Überwiegens einer der beiden Farbkomponenten entweder eine rein schwarze oder blauschwarze Färbung der fraglichen Eigranula zeigt oder in dem einen oder andern Fall eine leicht rötliche Nüancierung liefert, die bei dem Beispiel blauschwarz vorgefärbter Eigranula ein violettstichiges Aussehen bedingt. Das sind aber Farbnüancen, die immer noch und ganz abgesehen von dem Vergleich zwischen rein oder unreiner differenzierten Präparaten beide Arten von Granulis, die autochthonen des Eies und die erst durch den Befruchtungsakt hinzugefügten spermiogenen zu unterscheiden erlauben. Die rot überfärbten Präparate sind es, auf denen diese rötliche Nüancierung der schwarzen Eigranula zu sehen ist, eine Nüancierung, die man übrigens bei der mikroskopischen Untersuchung durch eingeschaltete

und entsprechend gefärbte blaue Vorsatzgläser korrigieren und aufheben kann. Solche rot überfärbten Präparate haben übrigens den Vorteil, sich besser und länger in Balsam zu halten. Sonst ist der Balsameinschluss, welcher für das Durchsichtigmachen der bis 30 μ dicken Eischnitte oder auch der ganzen Eier notwendig und unersetzlich ist, sehr schädlich für die Doppelfärbung. Es bleichen bald in den Eiern die im Anfang so brillanten Farbresultate aus. Von meinen jetzt mehrere Jahre alten Präparaten ist nur ein sehr kleiner Teil so geblieben, dass man ihn eben noch zum Demonstrieren verwenden kann. Ganz vereinzelte Eier sind gut gefärbt geblieben. Das zeigt, dass es möglich sein muss, einen bis jetzt nur noch nicht gelungenen Einschluss ausfindig zu machen, welcher das Abblassen der Farben ausschliesst. Dann werde ich genauer und unter Angabe der Einzelheiten auf diese hier nur im allgemeinen und im Prinzip erörterte Differenzfärbung oogener und spermiogener Protoplasmagranula zurückkommen können. An dem Abblassen der Präparate hat übrigens die Reaktion des Balsams, die ja leicht neutral oder sauer oder leicht alkalisch herzustellen ist, nur einen bestimmten Anteil, der aber nicht entscheidend ist.

Ausser der Doppelfärbung mit Molybdänhämatoxylin und Fuchsin habe ich noch weitere Färbungen mit relativem Erfolg angewandt, um den allgemeinen Plasmakörper der Spermie, ihre plasmatische Grundsubstanz sowohl wie die in ihr ausser den groben Granulis noch eingefügten feinsten Granula oder Mikrosomen sichtbar zu machen. Hierzu habe ich teils eine einfache Molybdänhämatoxylinfärbung benutzt, die aber nur bei ganz bestimmter Fixierung und Differenzierung eine elektive Darstellung der Spermienmikrosomen erlaubt, teils auch eine leichter auszuführende Färbung mit Kresylviolett verwandt. Beide Methoden sind ebenfalls noch nicht zum Abschluss zu bringen gewesen. Für die Analyse der Spermiengrundsubstanz und ihrer Ausbreitung im Eidotter im Laufe des ganzen Befruchtungsprozesses ist mir die letztere Methodik von ganz besonderem Wert geworden, da sie unter Umständen das Protoplasma des befruchteten Eies fast völlig zu entfärben erlaubt. Für die Darstellung der Spermienmikrosomen ist mir endlich noch eine reduzierte Silberfärbung wichtig geworden, deren Resultate die Fig. 20 anzeigt. Leider versagt bisher diese Verwendung von Silberlösungen für die

späteren Befruchtungsstadien, da sie schliesslich eine zu intensive resp. zu wenig kontrastreiche Mitfärbung der übrigen Granulaarten liefert.

Fixierung.

Das beste Fixierungsmittel ist nach meinen Erfahrungen für die spätere Differenzfärbung der Granula der Geschlechtszellen das Altmannsche Chromosmiumgemisch. Alle anderen hierfür noch angegebenen Gemische und im besonderen auch diejenigen, welche Formol enthalten, haben sich mir als weniger brauchbar für ein solches Ziel erwiesen.

Meves hat von der Altmannschen Flüssigkeit angegeben (4, S. 687), dass dieselbe nur dann „ausgezeichnete Fixierungen" gebe, wenn man sie „auf die isolierten Eier einwirken lässt". Das ist eine Angabe, mit welcher meine Erfahrungen nicht übereinstimmen. Ich zerschneide die Uterusschläuche in kleine, nicht ganz cm lange Stücke, um sie zusammen, aber nicht übereinandergeschichtet, in genügend reicher Flüssigkeit für 24 Stunden zu fixieren. Dann kommen die Objekte, ohne vorher gewässert zu sein, in langsam steigenden Alkohol, um schliesslich, wie oben schon gesagt, in Celloidin eingebettet zu werden. Die Differenzen, welche meine Beobachtungen mit denen von Meves über den Befruchtungsprozess von Ascaris megalocephala zeigen, beruhen nach meiner Meinung nicht auf diesem Unterschied in der Anwendungsweise des Altmannschen Gemisches. Meves hat mir in einer späteren Arbeit (4a) vorgeworfen (S. 240), dass meine Befunde „an pathologisch verändertem Material erhoben sind"; erstens dürften die Würmer „bis zum Moment der Präparation keine Abkühlung erleiden", und zweitens müsste „der Inhalt der Eiröhren bei der Fixierung in der Altmannschen Mischung zerzupft werden". Den ersten Einwand (S. 241: ich hätte wahrscheinlich „ein sogar stark abgekühltes Material" untersucht) habe ich bereits vor dem von Meves hier erhobenen Vorwurf erledigt. Ausdrücklich habe ich in meinem Münchener Vortrag betont, dass ich die Würmer sorgfältig vor jeder Abkühlung bewahrt hätte. Meves hat also entweder diese Angabe übersehen oder sie für unzureichend gehalten. Ich komme nochmals auf diesen Teil der Sachlage zurück. Die Würmer, deren Eier ich untersucht habe, sind entweder unmittelbar nach dem Schlachten der

Pferde auf dem Schlachthof selbst fixiert worden oder mit dem Darminhalt zusammen in einem Thermophor ins Institut gebracht und dort fixiert worden. Dabei ist die Temperatur von 37° C nur um wenige Grade, in einem Fall bis 33° gesunken gewesen. Eine starke Abkühlung kann man dies nicht nennen. Die kürzeste Zeit, die ich in einem Fall (Nr. 15) unter den ersteren Bedingungen habe einhalten können, ist eine Zeit von 15 Minuten gewesen, die zwischen dem Schlagen des Tieres und dem Einlegen der ersten Uterusschläuche in die Fixierungsflüssigkeit an Ort und Stelle verflossen war. Dieses kurze Intervall ist dadurch zu erreichen gewesen, dass der Schlachter auf seine eigenen und ersten Maßnahmen zu meinen Gunsten hat verzichten müssen. Meistens vergehen 30 Minuten und mehr, bis man den Darminhalt auf Ascariden untersuchen und verwerten kann. In der Zeit von 15 Minuten war die Temperatur des Darminhaltes um 2½° C gesunken gewesen. Von einer Abkühlung mit pathologischem Enderfolg kann also keine Rede sein. Bei den übrigen Würmern habe ich die entsprechenden Temperaturen nicht gemessen gehabt. Einen mikroskopischen Unterschied zwischen den Eiern der Fixierung Nr. 15 und den anderen habe ich übrigens nicht gefunden. Weiter habe ich einen Teil der Würmer unter warmer Kochsalzlösung oder auch unter warmer Ringerscher Lösung geöffnet, der Methode Van Benedens entsprechend. Ein zweiter Teil von Ascariden derselben Gruppe ist bei Zimmertemperatur geöffnet worden. Auch hier ist ein konstanter und wesentlicher Unterschied nicht bemerkbar geworden. Dann habe ich noch die Temperatur des Fixierungsgemisches variiert, von 5° C bis 37°. Nennenswerte und konstante fundamentale Unterschiede haben beide Variationen nicht gegeben. Das sind die genaueren Angaben, die ich zu dem ersten Vorwurf von Meves zu machen habe. Nun zu dem zweiten einer ungeeignet gewesenen Fixierungsweise. Ich bestreite auch hier die Richtigkeit des Mevesschen Urteils. Eine gute Fixierungsweise der Ascariseier in dem Chromosmiumgemisch Altmanns ist von ganz anderen Faktoren abhängig, als davon, dass die Eiballen minutiös zerzupft werden müssen. Folgende Varianten der Prozedur habe ich verglichen. Bei dem ersten Versuch ist der eine Schlauch in kurze Stücke zerschnitten und dann die Eiballen daraus in der Fixierungsflüssigkeit zerzupft worden, der zweite Schlauch dagegen war in

gleich lange Stücke von ca. 1 cm geschnitten worden, die dann ohne weiteres und unzerzupft fixiert worden sind. Ein wesentlicher Unterschied hat sich nicht ergeben. Einige Schlauchstücke habe ich dann der Länge nach in Schnitte zerlegt. Es hat sich gezeigt, dass zwischen den in der Mitte des Stückes gelegenen Eiern und den oberflächlichen einerseits und endlich den an beiden Schnittenden etwas konvex hervorgequollenen Eiballen, die doch unmittelbar von der Fixierungsflüssigkeit getroffen worden sind, kein noch so feiner Unterschied irgendwelcher Art zu sehen ist. Um schon an dieser Stelle auf eine der Kontroversen zwischen Meves und mir einzugehen, auf den Vorgang der Makrosomenausstreuung (den Meves für pathologisch entstanden, ich dagegen bei gewissen Würmern für normal halte), so ist derselbe auch an den isoliert fixierten Eiern der vorhin erwähnten Fixierung Nr. 15 zu sehen. Einen zweiten Versuch habe ich des öfteren an kleinen Würmern angestellt; der eine Uterusschlauch ist ganz, der andere stückweise fixiert worden. Auch hier, wo doch, wenn die Mevessche Vorschrift richtig sein sollte, ein ungeheurer Unterschied herausspringen müsste, habe ich in manchen Fällen keinen wesentlichen Unterschied konstatieren können. Bei anderen Würmern hat sich gezeigt, dass die Eier des ganz fixierten Schlauches nachher bei der Einbettung gewisse Schrumpfungserscheinungen und Verklumpungen und Quellungen der Chromosomen, sowie Formänderungen der hyalinen Kugeln zeigten. Solche Dinge haben sich aber auch in weiteren Fällen bei Stückfixierungen, ja sogar bei isoliert fixierten Eiern ergeben. Hieraus folgt, dass die angegebenen Unterschiede der Fixierungsweise unwesentlich für den Erfolg derselben sind. Es muss die Güte der Fixierung von anderen Faktoren abhängen. Die Fixierung des Uterusschlauches in toto, in mehr oder minder kleinen Stücken, der isolierten Eier, die Öffnung des Wurmes unter warmer Kochsalzlösung oder bei Zimmertemperatur bedingen sie nicht. Das müsste sich an den Dutzenden von Würmern, die ich daraufhin untersuchte, gezeigt haben. Was jedoch eine Inkonstanz liefert und die Güte der Fixierung mehr oder minder beeinflusst, ist die Ungleichheit der Eischale bei den einzelnen Würmern und die Verschiedenheit ihrer Durchlässigkeit für die Altmannsche Flüssigkeit. Das geht aus Folgendem hervor.

Unter den Würmern, deren Eier am gleichmäßigsten gut fixiert waren vom Eindringen der Spermie an bis zum Stadium der Vorkerne und des Beginnes der Furchung und keine Schwierigkeiten und Ungleichheiten für die Doppelfärbung erkennen liessen, ist einer, dessen Uterus als der eines kleineren Wurmes unzerschnitten fixiert war. Bei anderen Würmern, deren Uterusschläuche teils stückweise oder noch zerzupft fixiert waren, zeigten dagegen die einzelnen Eier von dem Stadium der ersten Reifeteilung an solche Unterschiede, dass man gut und weniger gut fixierte Eier unterscheiden konnte. Bei den ersteren, die schrumpfungsfrei usw. eingebettet waren, gelang die Doppelfärbung, bei den letzteren dagegen nicht mehr sicher oder überhaupt nicht, obgleich es Eier von derselben Entwicklungsstufe waren. Das ist eine Reihe indirekter Gründe, die für eine individuell verschiedene Durchlässigkeit der dicken Eischalen sprechen. Direkt zeigt sie endlich folgende Inkonstanz des Fixierungsresultats an. Bei dem einen Wurm waren die am weitesten entwickelten Eier des vaginalen Uterusstückes im Stadium der Vorkerne, bei einem zweiten im Beginn der Furchung, bei einem dritten im Morulastadium, bei einem vierten endlich bis zur Gastrula und weiter entwickelt, obgleich die frisch untersuchten Eier desselben Uterusstückes das Stadium der nebeneinander eingestellten Vorkerne gezeigt hatten. Kurz zusammengefasst sind also die dickschalig gewordenen Ascariseier in dem Altmannschen Chromosmiumgemisch nicht gleichmäßig gut zu konservieren. Es ist notwendig, aus dem gesamten Material nachträglich die günstig gewesenen Objekte auszulesen. Ich habe schliesslich deshalb, um aus dieser Ungleichheit des Materials herauszukommen, für die Verwertung der Granulabilder usw. alles unberücksichtigt gelassen, bei dem auffällige Differenzen in der Färbbarkeit der Granula und ihrer Verteilung, oder solche in der Form der Chromosomen, in der Grösse der Zentralkörper, in der Ausbildung und Klarheit der Protoplasmastrahlen, in der Oberflächenbegrenzung des Dotters usw. sich zeigten, die dem Bild lebender Eier oder Blastomeren nicht ganz entsprachen, die ich daraufhin zum Vergleich untersucht habe.

Ausser der Fixierung mit dem Chromosmiumgemisch, welches vielfach gewisse Feinheiten des Plasmakörpers der Spermie nicht klar herauszufärben erlaubt, habe ich, um das Schicksal dieses

Spermienteiles zu verfolgen, welcher vielleicht den wichtigsten Anteil des Protoplasmas bei der Befruchtung zu vermitteln hat, noch eine Reihe weiterer Fixierungen mit sauren Lösungen angewandt. Hierher gehören das Chromformalineisessiggemisch, welches ich früher zuerst für die histologische Konservierung des Ohrlabyrinthes angegeben habe. Es gibt eine ziemlich gleichmässig gute Fixierung der Ascariseier. Von der Wirkung der Zenkerschen Flüssigkeit gilt das schon weniger, obgleich ich die Spulersche Modifikation derselben genommen habe. Neben ausgezeichneten Konservierungsbildern der Eier bei gewissen Würmern habe ich bei anderen auffallende Misserfolge erzielt, obgleich die Fixierungsbedingungen dieselben waren. Das spricht wiederum für hochgradige individuelle Differenzen in der Durchlässigkeit der dicken Eischale. Weiter habe ich noch das Alkohol-Chloroformeisessiggemisch, die Pikrinessigsäure und den reinen oder angesäuerten Sublimatalkohol mit ebenfalls nicht überall gleichen Ergebnissen verwandt und in ihrer Wirkung verglichen.

Die Dicke der Celloidinschnitte habe ich sehr variieren müssen. Auf den ersten Befruchtungsstadien bin ich bis zu 30 μ aufwärts gegangen, ohne dass sowohl das Gelingen der Doppelfärbung wie die Genauigkeit der Beobachtung dadurch gelitten hätte. Am liebsten würde ich die ganzen Eier unzerschnitten untersucht haben, um die Verteilungsweise der verschiedenen Granulaarten und die Ausbreitung des Spermioplasmas nicht für einzelne Scheiben, sondern für den ganzen Umfang desselben Eies feststellen zu können. Das lässt sich leider nicht durchführen. Denn bald wird infolge der Befruchtung und nach dem Stadium der Einstellung der Spermie im Mittelpunkt des Eies die Zusammendrängung der Granula usw. so dicht, dass sich die einzelnen Teile gegenseitig verdecken. Hier kommt man nur noch mit Schnitten von 14 μ oder dünneren (bis 7 μ) im gegebenen Fall zum Ziel.

3. Die Struktur des reifen Eies.

Unmittelbar vor der Befruchtung zeigen die Eier einen Protoplasmakörper, welcher ausgiebig durch die am meisten auffallenden Dotterelemente vakuolisiert ist, deren Grösse, Zahl und Substanz so verschiedenartig sein kann. Gröber oder feiner ist dementsprechend und je nach der Grösse dieser deuto-

plasmatischen Gebilde auch diese Vakuolisierung der protoplasmatischen Substanz des Eies. Sie bedeutet eine gröbere Struktur oder besser gesagt eine Architektur desselben. Sehr rein kann sie sichtbar geworden sein, wenn es nach Arsen-Formolfixierung einer reduzierten Silberfärbung gelungen ist, alle jene Dottergebilde ungefärbt zu lassen und die protoplasmatische Substanz des Eies mit ihren Granulis allein darzustellen (Fig. 20). Relativ frei von solcher Architektur ist nur eine oberflächliche und dünne Rindenschicht des Eies und ein zentraler, das Keimbläschen in verschiedener und meist ungleicher Mächtigkeit umgebender Plasmahof, dessen Substanz sich in verschiedener Weise in jenen vakuolisierten Protoplasmakörper des Eies fortsetzt. Eine feine Struktur zeigt dieser vakuolisierte Protoplasmakörper auf besonderen Präparaten (Fig. 1 und 2), die mit der Art der Auflösung jenes zirkumnukleären Plasmahofes zusammenhängt. Bei der einen Art geht die den Kern einhüllende Protoplasmaschale in einer mehr gleichmässigen Weise und ohne dass es zur Bildung auffallender oder stärkerer Fasern kommt, in ein schliesslich sehr feines und enges und im einzelnen auch unregelmässig geformtes Netzwerk über, welches die ganze Dicke des Eies bis zu seiner Oberfläche hin einnimmt. Leer erscheinen seine Maschen nur in Eiern, die mit angesäuerten Flüssigkeiten (Alkohol-Essigsäure, Sublimat-Essigsäure, Alkohol-Chloroform-Essigsäure, Zenkersche Flüssigkeit) konserviert worden sind. Auf Altmannpräparaten erfüllt eine homogene Grundsubstanz, die gelblich oder graugelblich (bei Molybdänhämatoxylinfärbung) gefärbt bleibt, eine Interfilarmasse also, jene Lücken. Gröbere und feinere Vakuolen finden sich nur dort, wo jene Dotterkugeln ihm eingelagert sind. Identisch ist dieses Protoplasmanetz keineswegs mit jenem Vakuolisierungsbild der Fig. 20; es ist in ihm als ein feineres enthalten, wie der Vergleich der Fig. 20 mit den Figuren 1 und 2 ohne weiteres anzeigt. Im einzelnen stimmt hiermit überein, dass der die Vakuole einer Dotterkugel umhüllende Protoplasmamantel den gleichen netzartigen Bau besitzt (Fig. 2). Ebenso zeigt jeder Protoplasmatrabekel eine sehr feine fibrillär-netzige Struktur mit den Netzknoten eingefügten Granulis (Fig. 2). Bei der zweiten Art jener Auflösung des zirkumnukleären Plasmahofes, die man unterscheiden könnte, strahlen von hier aus (Fig. 1 und 2) als einer mehr oder

weniger mit dem Keimbläschen im Eizentrum gelegenen Stelle eine Anzahl von Fasern, Fäden, Plasmabalken in den vakuolisierten Eikörper ein, die stärker oder schwächer ausgeprägt sein können und länger oder kürzer die Dicke des Eidotters durchsetzen. Diese Plasmastrahlen sind entweder fast rein radiär und straff bis zur oberflächlichen Rindenschicht des Eies hin ausgespannt (Fig. 6), oder sie sind von einer solchen mehr strengen Richtung mannigfach und wellig, ja sogar spiralig abgebogen (Fig. 1 und 2). Vielleicht beruht dieser Unterschied zum Teil auf einer Pressung der Eier bei der Fixierung. Die Figuren 1, 2 und 6 sind Eier von Stückfixierungen des Uterus; das der Fig. 1 liegt mit anderen dicht zusammen in der Lichtung eines engen Schlauches, während das der Fig. 2 lose unter wenigen und in einer aufgeweiteten Stelle eingestellt ist. Vollkommen frei von jedem Druck erscheint auf dem Fixierungsbild das Ei der Fig. 6. Im übrigen sind beide Arten von Eiern, solche mit grob- oder auch feinstrahliger und solche mit nur feinnetziger Protoplasmastruktur, nicht streng auf verschiedene Würmer verteilt. Zwischen beiden Typen kommen zahlreiche Zwischenstufen überall vor. In ihrer ganzen Länge und nach allen Seiten hin lösen sich die immer feiner werdenden Protoplasmastrahlen gitterförmig auf. Hier und da zeigen sie dabei Anschwellungen und Verdickungen oder auch häutchen- und schalenförmige Verbreiterungen, die dann wiederum ihrerseits in das Plasmagitter übergehen. Den gleichen Modus zeigt der ganze Umfang des zirkumnukleären Plasmahofes, auch dort, wo man von Zwischenbezirken seiner Plasmastrahlen sprechen könnte. Von der seitenständigen Auflösung wäre die endständige zu unterscheiden, welche entweder erst in der oberflächlichen Rindenschicht des Eies oder schon in grösseren und im einzelnen sehr verschiedenen Tiefen des vakuolisierten Plasmakörpers liegt. Bei jenen Eiern endlich, in welchen es nicht zur Ausbildung auffallender Protoplasmastrahlen gekommen ist, geht ziemlich gleichmässig und schnell der ganze Umfang des zirkumnukleären Plasmahofes in das feine Protoplasmagitter des Eidotters über. Gelegentlich ist ein etwas derberer Streifen im Gitter ausgeprägt, dessen mehr radiäre Richtung an jenen strahligen Typus der Eistrukturen erinnert. In der Fig. 1 zeigt ein der Polscheibe schief zugewendeter Teil des zirkumnukleären Plasmahofes diesen Modus an. Etwas ungleich erscheint je nach der

Art der Fixierung die feine gitterförmige Substanz des Eiprotoplasmas. Am feinsten und gleichmässigsten habe ich sie bei der Altmannschen Fixierungsweise gefunden. Sie färberisch darzustellen, gelingt aber der Altmannschen Färbung (Fig. 3) nur unvollkommen oder sogar, wenn der Fuchsinton sehr rein differenziert worden ist, überhaupt nicht. Die nicht sehr weit getriebene Pikrinsäurewirkung hat bei dem Präparat der Fig. 3 z. B. nur Bruchstücke dargestellt. Auf den meisten Schnitten ist sie dagegen radikal entfärbt und wird dann leicht übersehen. Meine Molybdänhämatoxylinfärbung macht sie gut sichtbar (Fig. 1). Bei Fixierung mit angesäuerten Flüssigkeiten ist die gitterförmige Protoplasmastruktur etwas gröber konserviert und leichter färbbar; auch sind die Maschen stellenweise etwas grösser, die Netzteile selber hier und da gröber geworden. Es macht den Eindruck, als ob allerlei gerinnselartige oder mehr körnig gewordene Substanzen die Gitter- und Balkenteile beschlagen hätten. An manchen Stellen ist aber kein handgreiflicher Unterschied zu konstatieren zwischen diesen Flüssigkeiten mit saurer Reaktion und dem neutralen Altmannschen Gemisch. Ein prinzipieller ist überhaupt nicht zu konstatieren. Die Substanz des Plasmagitters selbst besitzt auf meinen Präparaten eine doppelte Struktur, sie ist zu einem Teil fädig, zum anderen körnig gebaut (Fig. 1 und 2). Rein verkreuzt miteinander sind die Fäden nicht; sie bedeuten die Anteile eines feinen und echten Netzes oder Gitters. Von den fädigen Teilen des Gitters sind die Granula auf entsprechenden Präparaten als besondere Gebilde leicht und sicher zu unterscheiden (Fig. 1, 3). Altmannpräparate (Fig. 3) oder die meiner Molybdänhämatoxylinfärbung lassen sie klar hervortreten. Knotenpunkte verkreuzter Fäden sind sie nicht. Denn es lassen sich auf solchen Präparaten von den Knotenpunkten der gitterförmigen Substanz die Granula selber unterscheiden, die den Knotenpunkten erst als etwas Besonderes eingefügt sein können. Weiter liegen die Granula an gewissen Stellen des Netzwerkes bald mehr einzeln verstreut oder zu kleinen Gruppen geordnet oder endlich auch deutlich längs gereiht. Ob sie der Substanz der Fäden eng angeschmiegt sind oder in ihr selber eingebettet liegen, das ist dagegen nicht immer leicht zu entscheiden. Die Altmannsche Methodik erlaubt jedenfalls dies nicht sicher zu sagen (Fig. 3), weil das protoplasmatische Grund-

netz zu blass und zu lückenhaft gefärbt bleibt. Bei der Molybdänhämatoxylinfärbung habe ich aber feststellen können, dass beides vorkommt (Fig. 1). In der Substanz der derberen Fäden, in derjenigen der breiteren Plasmabalken sind die feineren schwarz gefärbten Granula sicherlich eingeschlossen. Das wäre eine intrafilare Lage der Granula. Bei den feineren und feinsten Netzfäden ist dieses dagegen keineswegs immer der Fall. Untersucht man solche Ansichten von der Lage der Granula, welche sie an der Seite der Fäden, nicht auf oder unter ihnen zeigt, so lässt sich entscheiden, dass sie zwar neben ihnen liegen, aber mit ihrer Substanz durch eine blassere und mehr feingerinnselige juxtafilare Zwischensubstanz verbunden sind. Ob die Granula hier völlig von einer solchen Masse umschlossen sind, ist wiederum schwer zu entscheiden. Für diesen Modus spricht das Fixierungsbild der Fig. 2, auf welchem durchweg dem Netzwerk gröbere Körner an- und eingefügt sind, als es die Fig. 1 zeigt, wo die Granula rein herausdifferenziert erscheinen. Hier sind sie kleiner, weil ihre Umhüllungssubstanz entfärbt ist, welche wie auf der Fig. 2 einen fast gleichen Farbton wie die Granula selber besitzt, so dass jene dadurch grösser erscheinen, als sie in Wirklichkeit sind. Dass diese Erklärung des Grössenunterschiedes zwischen den körnigen Protoplasmagebilden der Fig. 1 und 2 richtiger ist, wie eine andere, welche die fragliche Differenz nur auf die ungleiche Wirkung eines sauren und eines neutralen Fixierungsmittels zurückführen würde und vielleicht auch noch von einer Quellung sprechen könnte, geht aus Vergleichspräparaten hervor, welche ich aus derselben Serie von Schnitten der Fig. 2 einer reinen Granulafärbung unterworfen habe. Hier erscheinen die ebenfalls dunkel gefärbten Granula in fast der gleichen Grösse wie die der Fig. 1. Eine Spiegeldifferenzierung, wie es A. Fischer genannt hat, ist bei diesen Präparaten nicht im Spiele. Sie könnte ja gegebenen Falles eine geringere Grösse vortäuschen, sobald nur die Rindenschicht eines Granulum total entfärbt wäre, während der Kern desselben intensiv dunkel tingiert geblieben. Immerhin hat die angegebene ungleiche Fixierung einen bescheidenen Anteil, den, welchen die übrig gebliebene Grössendifferenz unmittelbar anzeigt. Ausser den runden Granulis gibt es noch vereinzelte kurze und leicht gekörnte Stäbchen (Fig. 3). Zwei Arten von Eigranulis lassen sich auf meinen Präparaten unter-

scheiden, sowohl auf den mit Fuchsin-Pikrinsäure wie auf den mit Molybdänhämatoxylin gefärbten. Die eine Art hat einen intensiv roten resp. schwarzen Farbton, die zweite ist weniger oder kaum sichtbar, sie ist fast völlig entfärbt und zeigt höchstens ein leicht orangegelbes oder bei den Molybdänhämatoxylinpräparaten ein graugelbliches Aussehen. Ich will sie den letzteren Präparaten entsprechend als schwarze resp. gelbe Eigranula unterscheiden. Die Menge und Verteilung der schwarzen Eigranula ist durch die beiden angegebenen Methoden leicht und sicher darstellbar; von den gelben Granulis gilt dies nicht. Auf meinen Zeichnungen habe ich sie deswegen nur in blassgrauem und wenig bestimmtem Ton wiedergegeben. Eine elektive Färbung für sie zu finden, ist mir bisher leider nicht gelungen. Nur die Silberfärbung vermag hier, und zwar für die ersten Stadien der Befruchtung (Fig. 20), ein zureichendes Bild zu liefern. Sonst muss es neuen Methoden, die wohl manche Aufklärung und Überraschung bringen werden, vorbehalten bleiben, in diesen Teil des Problems einzudringen, welcher seiner theoretischen Konsequenzen wegen nicht der unwichtigste der ganzen Frage ist.

Zusammenfassend will ich allgemein beide Arten von protoplasmatischen Granulis des Eies mit dem von Arnold zuerst für entsprechende Strukturteile der Zelle gebrauchten Namen der Plasmosomen bezeichnen. Da sie durchweg von kleiner Grösse sind, so entsprechen sie im besonderen den Hansteinschen Mikrosomen des Plasmas. Untersucht man die Ascariseier im lebenden Zustand, so zeigt sich, dass die Mikrosomen feine zitternde Bewegungen im Dotter ausführen. Sie tanzen hin und her und erschüttern sogar mit ihrem Anstoss die kleineren von den glänzenden Dotterkügelchen. Teilweise habe ich die Bewegungskurven der Mikrosomen mit dem Abbeschen Zeichenapparat registriert und dabei gefunden, dass sie oft nach einer gewissen Zeit eine mitunter völlig geschlossene Kurve beschrieben haben, deren Grösse mit der Maschenweite des fixierten Plasmagitters übereinstimmt. Das ist wichtig; denn es kann dieser Umstand sehr wohl darauf hinweisen, dass jenes Plasmagitter keine geronnene Eistruktur bedeutet, obwohl es im lebenden Ei nicht zu sehen ist. Dass die lebenden Mikrosomen hin und her tanzen, bedeutet keinen Widerspruch zu dem, was ich oben von ihrer Lage innerhalb der Substanz des Gitters selbst oder seiner Zwischensubstanz

angegeben habe, sofern man nur annimmt, dass diese nicht starr und fest, sondern weich und dickflüssig beschaffen ist.

Ungleichmässig sind die Mikrosomen im reifen Ei verteilt. Schon die Entfernung der einzelnen Granula, der schwarzen wie der gelben, ist sehr verschieden. Locker verteilte Einzelgranula, dichtere oder weitere und verschieden kurze Reihen von Granulis und endlich Gruppen von solchen wären zu unterscheiden, die teils im zirkumnukleären Plasmahof, teils in den dichteren Teilen der vakuolisierten Zone hauptsächlich gelegen sind und wiederum eine ungleich enge Zusammendrängung der Granula offenbaren (Fig. 1 und Fig. 20). Ausser solchen mehr lokalen Differenzen zeigen die verschiedenen Eier desselben oder mehrerer Würmer noch eine allgemeine. Es gibt granulaarme und granulareiche Eier. Berücksichtigt man alle diese Verschiedenheiten, so gleicht eigentlich völlig kein Ei dem andern. Jedes ist in der Art seiner protoplasmatischen Granulierung eine Individualität für sich. Auch die oben beschriebene so ungleiche Ausbildung der Protoplasmastrahlen bedeutet etwas, was zu diesem Unterschied einer feineren Struktur hinzukommt, mag sie auch nur eine gröbere Differenz der Architektur der Eier anzeigen.

Die Granulabilder des Eies lassen noch ein weiteres Merkmal erkennen. Untersucht man nicht zu dünne Eischeiben, bei denen dies Merkmal häufig abgeschnitten ist, sondern dickere Schnitte oder noch besser ganze Eier, welche eine günstige und klare Färbung aller Granula besitzen (Fig. 20), so zeigt sich ein auffallender regionärer Unterschied. Es sind die Mikrosomen des Eies ungleich auf seine zwei Hälften verteilt (Fig. 1 vom Schnittbild). Eine reicher und eine ärmer granulierte Hälfte des Eies müssen unterschieden werden, mag auch in dem einen Ei dieser Unterschied stärker ausgeprägt sein wie in einem anderen. Ob die Eier im einzelnen reicher oder ärmer an Granulis sind, dieser Umstand hat zu der Granuladifferenz der beiden Eihälften keine unmittelbare Beziehung. Mit diesem Merkmal der Eier ist ein zweites öfters, aber nicht immer vereinigt. Es ist die Polscheibe Van Benedens. Das Ei der Fig. 1 besitzt eine solche. Als ein konstantes Merkmal des Eies noch zur Zeit der Befruchtung kann ich die Polscheibe nicht auffassen. Unter den vielen Würmern, die ich auf das Vorkommen — oder klarer gesagt — auf das Erhaltengebliebensein

dieses Merkmals untersucht habe, sind solche, bei denen die Eier es zu jener Zeit nicht mehr besitzen. Das ist nicht etwa eine Täuschung, die vielleicht durch ein Abgeschnittensein der Polscheibe verursacht sein könnte. Das ganze Ei der Fig. 20 besitzt keine Polscheibe mehr im Moment der Befruchtung, während das der Fig. 6 eine solche trägt. Bei anderen Würmern zeigen nur einzelne Eier dieselbe. Bei einer dritten Art von Würmern endlich ist jedes Ei durch eine Polscheibe ausgezeichnet, die nur in dem einen Fall (Fig. 1) schwächer ausgeprägt ist wie in einem zweiten, dritten usw. (Fig. 6). Nun verhalten sich beide Merkmale, die für die Frage nach der Organisation des Eies wichtig sind, so zueinander: Die granulaärmere Hälfte des Eies ist es, welches die Polscheibe trägt (Fig. 1). Dieser Satz gilt nicht nur für die Eier, bei denen eine stärkere Polscheibe als die der Fig. 1 ausgeprägt ist, sondern auch für die, welche einen nur noch schwachen Rest bewahrt haben. Diese letztere Beobachtung, die ich oft bestätigt gefunden, ist die wichtigere. Denn sie weist darauf hin, dass bei den Eiern ohne Polscheibe die granulaärmere Eihälfte nicht eine beliebige sein wird, sondern ausschliesslich diejenige bedeutet, welche nur ein sonst vorhandenes zweites Merkmal vorzeitig verloren hat.

Die Rindenschicht des Eies, in welcher die Polscheibe ein besonderes, und jetzt näher zu untersuchendes Feld bedeutet, ist auf den mit Chromosmium fixierten Molybdänhämatoxylinpräparaten eine sehr feine und matt gekörnte kontinuierliche Substanz, in welcher zahlreichere gelbe (Fig. 20) und weniger häufig auch schwarze Granula eingeschlossen sind, deren Menge aber im einzelnen sehr wechselnd ist (Fig. 1, 4, 5, 7, 8). Vom Dotter her gehen in die matte und nicht mehr auf meinen Präparaten auflösbare Substanz der Rinde die feinsten Netzteile des Eiprotoplasmas über. Deutoplasmatische Gebilde werden nicht mehr von ihr eingeschlossen. Nur sehr dicht liegen ihr die stark lichtbrechenden Dotterkügelchen und vereinzelt auch die hyalinen Kugeln von innen her an (Fig. 1—8). Begrenzt ist dieser gekörnte und noch protoplasmatische Streifen der Rinde an ihrer äussersten Oberfläche von einer stärker sich färbenden und feinen Membran, die nicht mehr matt gekörnt, sondern homogen erscheint. Sie ist bei der Molybdänhämatoxylinfärbung dunkler gefärbt und bricht ausserdem das Licht etwas stärker. Das sind drei Eigen-

schaften, welche sie deutlich von der protoplasmatischen Rinde als eine feine Membran des Eies unterscheiden lassen. Durch irgend einen Zwischenraum ist bei den reifen Eiern die Eimembran nicht von jenem Streifen der Rinde getrennt; sie ist auch nicht einmal stellenweise und auf allerfeinste Weise von ihr bei etwas geschrumpften Eiern abgehoben. Beide Gebilde hängen fest mit ihren Flächen zusammen oder gehen substantiell irgendwie ineinander über, ein Verhalten, das sich aber mit dem Beginn der Befruchtung ändert. Bei den Eiern, welche noch im Moment der Kopulation (Fig. 15) oder kurz vorher (Fig. 1) eine Polscheibe besitzen, erscheint dieselbe als eine ungefähr linsenförmige Verdickung der Eirinde, die auf meinen Präparaten weniger nach aussen, als dem Dotter zu vorspringt. Dass die Polscheibe zu dieser Zeit sehr verschieden dick sein kann, zeigen Fig. 1 und Fig. 15, auf welcher ihre eine Hälfte wiedergegeben ist. Fig. 1 entspricht einem Ei, dessen Polscheibe schon weit zurückgebildet worden ist, aber noch im Prozess der Rückbildung selber sich befindet. Auf weiteren Eiern derselben Schlauchstrecke ist dann nur noch der vierte und sechste Teil von der Grösse dieser Scheibe usw. zu sehen, bis schliesslich nicht einmal eine Spur mehr zu finden ist. Offenbar ist die Zeit der Rückbildung der Polscheibe sehr ungleich bei den einzelnen Eiern angesetzt. Die Hauptmasse der Polscheibe ist noch enger gekörnt wie diejenige der Rindenschicht, in welche ihre sich verjüngenden Ränder übergehen; sie ist fast schon homogenisiert und dementsprechend auch etwas färbbarer geworden.. Von innen her gehen in diese Substanz wiederum die Netzteile des Eiprotoplasmas über, nach dem gleichen Modus wie bei der Eirinde, um dann in ihr allmählich, aber bald zu verschwinden (Fig. 1 und 15). Auch Protoplasmagranula sind in der Hauptmasse eingeschlossen; sie sind stellenweise deutlich radiär geordnet (Fig. 15).

Unter den vielen Eiern mit Polscheibe, die aber nur einen kleinen Teil gegenüber den zahlreichen ohne solches Merkmal bilden, habe ich wiederum eine geringe Anzahl gefunden, deren Polscheibe in der Mitte eine aufgelockerte und heller gefärbte Substanz führte (Fig. 6). Dotterelemente habe ich niemals hier gefunden. Über die ganze Aussenfläche der Polscheibe zieht die Eimembran dicht und geschlossen hinweg, nach dem gleichen Modus, den ich oben für das Verhältnis zwischen Eirinde und

Eimembran geschildert habe. Bemerkenswert ist, dass irgendwelche Unterbrechung jener Membran über der Polscheibe oder auch nur eine verdünnte oder aufgelockert erscheinende Stelle in ihr auf allen meinen Präparaten nicht vorkommt. Bei der Frage nach der Art des Eindringens der Spermie in das Ei werde ich hierauf näher eingehen.

Eine Menge deutoplasmatischer Gebilde füllen die Vakuolen des Plasmakörpers des Eies an. Hauptsächlich sind es zwei Arten von Dotterelementen, die in meinen Präparaten sowohl durch ihren Grössenunterschied wie durch eine sehr ungleiche Färbung und Beschaffenheit auffallen. Die kleineren von ihnen heben sich in den mit Chromosmium fixierten Eiern als schwarze oder mehr graue Kugeln (Fig. 1, 3, 4, 6) ab; sie bestehen aus vielen feinen und geschwärzten Körnchen, die von einer dünnen Membran eingeschlossen sind, welche gelegentlich leicht gefältelt ist. Auf einer direkten Osmiumwirkung beruht dieses Aussehen nicht. Denn man findet in den unmittelbar im Chromosmiumgemisch oder in Wasser untersuchten Eiern diese Gebilde nicht geschwärzt, sondern höchstens leicht gebräunt. Erst die Nachbehandlung mit Alkohol lässt jene Schwärzung hervortreten, die also als eine sekundäre Reduktion der reicher gespeicherten Osmiumsäure aufzufassen ist. In lebenden Eiern beobachtet, sind diese Dotterkügelchen stark lichtbrechend und homogen. Jene Granulierung ist dementsprechend als eine Fällungsstruktur im Sinne von A. Fischer zu deuten. Vollkommen gleichmässig sind diese glänzenden Dotterkügelchen, welche den von Van Beneden so bezeichneten corpuscules réfringents entsprechen, nicht im Ei verteilt. Sie sind etwas mehr im Umkreis des Keimbläschens angehäuft (Fig. 1, 6, 47); zahlreicher habe ich sie auch in der Oberfläche des Dotters verteilt gefunden und hier wiederum unter der Polscheibe besonders reich zusammengedrängt (Fig. 6). Später werden sie erheblich im Laufe der Befruchtungsvorgänge hin und her verschoben (Fig. 48—58). In den Balsampräparaten verschwindet mit der Zeit die Schwarzfärbung der Granula, ohne dass diese selbst, ebensowenig wie die umgebende Membran, gelöst werden. Am besten halten sich die Fixierungsbilder dieser glänzenden Dotterkügelchen nach Celloidineinbettung (nicht nach der in Paraffin) und besonders dann, wenn man die fixierten Eier unmittelbar in den Einbettungsalkohol überführt

hat. Die Fig. 47—58 sind nach solchen Präparaten gezeichnet worden. In den meisten meiner Chromosmiumpräparate haben die glänzenden Dotterkügelchen eine runde oder mehr ovale Form (Fig. 6). Selten finden sich stäbchenförmige, kristalloide Gebilde (Fig. 8), deren Rand sich dann deutlich als dunkle Linie abhebt. Zum Unterschied von jenen granulierten Kügelchen sehen diese letzteren Dotterelemente homogen aus. In lebenden Eiern sind sie ebenfalls stark lichtbrechend und allem Anschein nach viel häufiger zu finden.

Eine Gruppe für sich bilden die blassen Dotterkugeln, die im einzelnen sehr ungleich gross (Fig. 1 und 3) sein können, innerhalb eines und desselben Eies (Fig. 1) sowohl, wie bei Eiern verschiedener Würmer. Oft liegen die grössten dieser blassen Dotterkugeln so eng aneinander, dass sie sich gegenseitig etwas abplatten (Fig. 1), ohne dass jedoch die Plasmahülle mit ihren Granulis an solchen Stellen zum Schwinden gebracht würde. In Kresylviolett färben sich die Kugeln rein blau (Fig. 6); auf den Molybdänhämatoxylinpräparaten sehen sie nur blassgrau aus. Einen sehr leicht rötlich-gelben Farbton behalten sie bei der Doppelfärbung mit Molybdänhämatoxylinfuchsin. Kompakte und vakuolisierte Kugeln (Fig. 3 k) sind zu unterscheiden, welche in ihrem Innern eine oder mehrere Vakuolen von verschiedener Grösse enthalten, die aus einer mehr flüssigen Substanz bestehen, in welcher wiederum einzelne Granula suspendiert sein können, die sich gelegentlich mit der Altmannschen Methode nach geringer Pikrindifferenzierung noch gefärbt zeigen können. Fällungsgranula infolge der Fixierung sind diese inwendigen Körner nicht; wenigstens finden sie sich in derselben Weise bei den lebenden Eiern. Die Substanz der blassen Dotterkugeln wird sehr verschieden fixiert: homogen sieht sie aus nach dem Chromosmiumgemisch, leicht gekörnt bei Anwendung der Zenkerschen Flüssigkeit, gröber gekörnt in der Chromformalineisessiglösung. Gelöst wird sie dagegen in dem Gemisch von Alkohol-Chloroform-Eisessig. Eine feine Hülle von besonderer Substanz und Reaktion umgibt sie noch. Oft erscheint sie nur als eine gleichmässig dünne Ringlinie; oft ist sie an einem Umfang stärker verdickt. Bei der Konservierung mit Chromformalinessigsäure ist sie am auffälligsten von der grob granulierten Masse verschieden. Sie ist jetzt intensiver färbbar geworden und durchaus homogen beschaffen.

Umschlossen ist sie von dem feiner granulierten Protoplasmanetz, welches ihr auf nicht geschrumpften Eiern so fein und dicht anliegt, dass ihre Granula jener Hüllsubstanz der blassen Dotterkugeln wie angepresst erscheinen (Fig. 1, Fig. 3).

Literatur und Zusammenfassung.

Mit den Beobachtungen Van Benedens stimmen die meinigen über die Struktur des Ascariseies fast völlig überein. Van Beneden hat dieselbe bezeichnet (2, S. 81) als „une charpente réticulée, un système de couches, de lames et de poutrelles anastomosées en un réseau“, dessen Maschen sehr unregelmässig sind. „Une couche continue et ininterrompue“ schliesst das Netz an der Oberfläche des Dotters ab. Ob die Vakuolen der Dotterkugeln von geschlossenen Plasmawänden begrenzt sind, hat Van Beneden offen gelassen, eine Frage, die nur eine sekundäre Bedeutung habe. Für geschlossen halte auch ich jene Vakuolen nicht. Ihre Plasmahülle sieht selbst auf den sehr intensiv gefärbten Präparaten immer fein netzig strukturiert aus, mag auch eine feine Oberflächenhaut hier hinzukommen, die nicht mehr sicher mikroskopisch zu beobachten ist. Von dem gröberen Protoplasmanetz hat Van Beneden ein feineres Gitterwerk (treillage protoplasmique, S. 357) unterschieden, die eigentliche Struktur des Eiprotoplasmas. Ein System sehr feiner Fibrillen, die untereinander anastomosieren, setzen es zusammen; sie sind nicht glatt in ihrer ganzen Länge, sondern zeigen in gewissen Abständen kleine Anschwellungen, die wie kleine Granula („granules punctiformes“) erscheinen und gelegentlich mit den Anschwellungen benachbarter und oft parallel laufender Fibrillen verbunden sind. Das wäre dann ein längs orientiertes Gitter, in dem eine Art von Querstreifung sichtbar geworden sei. In den Maschen des Protoplasmagitters ist weiter noch eine durchsichtige Substanz, für welche Van Beneden die Bezeichnungen einer interfibrillären oder hyaloplasmatischen Substanz akzeptiert hat, verteilt. Eine Abbildung von der Protoplasmastruktur des Eies hat Van Beneden nicht gegeben. Es ist aber keine Frage, dass dieser Teil des Strukturbildes meiner Fig. 1, 2 usw. mit der Schilderung Van Benedens übereinstimmt. Aber einfache Knotenpunkte eines Gitters oder entsprechend feine Anschwellungen der Fibrillen sind die Granula nicht. Gewiss, es

liegen die Granula vielfach intrafilar oder auch in den Knotenpunkten des Plasmagitters. Aber sie sind Strukturteile für sich, der Form wie der Substanz nach, die nur der Masse des Gitters eingelagert oder auch angefügt sind. Im Kapitel V (Conclusions et réflexions) ist Van Beneden auf die Protoplasmastruktur des Ascariseies zurückgekommen im Zusammenhang mit allgemeinen Problemen und mit solchen von der Struktur des Protoplasmas überhaupt. Van Beneden vergleicht und identifiziert die punktförmigen Granula des Eiprotoplasmas mit den von Hanstein im Cytoplasma als Mikrosomen bezeichneten Gebilden. Seine Schlussfolgerung, welche zum mindesten meinen vorherigen Einwand abschwächt, ist diese (S. 357): „Les microsomes sont les noeuds du treillis; ces noeuds ne sont pas simplements les lieux d'entre — croisement ou de soudure des fibrilles, mais bien, comme l'indique le nom de Hanstein leur a donné, de petits amas de substance, dont le diamètre est considérable relativement à celui des fibrilles qui relient entre eux.“ Weiter hat Van Beneden wiederholt betont, dass die allgemeine Ordnung der Plasmastrahlen und auch der feineren Fibrillen im unbefruchteten wie befruchteten Ei (Fig. 79, Taf. XIII) eine deutlich radiäre sei, die nicht nur vom Keimbläschen aus den Dotter durchsetze und die Orientierung der Dotterkügelchen beherrsche, sondern auch die oberflächliche Rindenschicht des Eies strukturiere. Dieser Ansicht kann ich nur relativ zustimmen. Eine so schematische gleichmässige Radiärstruktur wie seine Fig. 79 sie zeigt, habe ich bisher niemals gesehen. Ich finde, dass wohl die Richtung der Plasmastrahlen ganz im allgemeinen eine radiäre ist (das ausgeprägteste derartige Bild zeigt noch meine Fig. 6), dass aber bald stärkere Seitenzweige einen mehr tangentialen Verlauf nehmen (siehe Fig. 6). Auch meine Fig. 2 zeigt ein Ei mit auffallender Radiärstruktur, die aber keineswegs rein und vollkommen ausgeprägt ist. Nur einer der vielen Plasmabalken ist radiär gerichtet. Die übrigen geben ein Bild, das nur noch eine entfernte Ähnlichkeit mit jener Figur Van Benedens aufweist. Auch in der feineren und feinsten Maschenzeichnung des Plasmagitters kann ich immer nur an einzelnen Stellen des Ascariseies eine radiäre Richtung seiner Fibrillenzüge konstatieren, die nur gelegentlich in dieser Weise in jene Oberflächenschicht der Eirinde einstrahlen (Fig. 1, 2, 15). Meistens oder wenigstens ebenso oft

ist die Ansatzrichtung der tieferen Fibrillen eine schiefe, keine gerade radiäre. Nicht einmal eine geringe Längsdehnung des Plasmagitters nach dieser Richtung hin lässt sich überall konstatieren. Auch dann, wenn die Plasmastrahlen kurz sind und z. B. nur die halbe Dicke des Dotters durchsetzen, finden sich keine weiteren und irgendwie auffallenden Fibrillenzüge in dem Plasmagitter, welche jene Richtung bis zur Peripherie hin fortsetzen. Eine radiäre Struktur soll ferner die Polscheibe besitzen. Dass dies zutreffen kann, davon habe ich mich bei einzelnen Eiern überzeugt. Die Fig. 15 zeigt z. B. einen derartigen Bau an, bei dem auch die Granula dieser sehr feinen Struktur entsprechend gereiht sind. Bei dem Ei der Fig. 1 ist dagegen ein solches schon viel weniger der Fall. Die eigentliche Dottersubstanz des Eies, sein Deutoplasma, hat Van Beneden in Sphères hyalines, Gouttelettes homogènes und Corpuscules réfringents eingeteilt, von denen wiederum im einzelnen verschiedene Formen zu unterscheiden wären. Die beiden ersten Arten von Dotterelementen sind nach Van Beneden schwer zu unterscheiden; nur im lebenden Ei und in dem mit Osmiumsäure fixierten und mit Pikrokarmin gefärbten gelingt es, beide zu trennen. Die Gouttelettes bleiben ungefärbt. Die Gouttelettes homogènes heben sich auf meinen fixierten Präparaten nicht als eine besondere Gruppe von deutoplasmatischen Gebilden ab, auch auf denen, welche mit Chromosmium fixiert worden sind. Reste von ihnen zeigen die in Zenkerscher Flüssigkeit (Fig. 2) oder in Chromformalineisessig fixierten Eier. Sie sind auf der Fig. 2 als auffallend rundliche und etwas schärfer begrenzte Lücken in dem sonst mehr vieleckigen Plasmagitter zu sehen. Meistens erscheinen sie leer; doch sind einzelne (Fig. 2 x) mit feinen und spärlichen Gerinnseln angefüllt, welche bei Konservierung in Chromformalineisessig etwas reichlicher und dichter ausfallen. Auffallend ist bei diesen letzteren Präparaten, dass es zahlreiche Übergangsformen solcher Vakuolen zu den dichter und gröber granulierten Gebilden der hyalinen Kugeln gibt, was dafür sprechen kann, dass die Sphères hyalines und die Gouttelettes homogènes zu einer Gruppe von Dotterelementen gehören. Im lebenden Ei habe ich sie dagegen als sehr schwach lichtbrechende, homogene und vor allem kleinere Gebilde von rundlichem oder oft mehr eckigem Umriss beobachtet. Sie sind jedoch kaum und nur etwas von den hyalinen

Kugeln zu unterscheiden, sobald diese eine geringere Grösse besitzen. Eine besondere Hülle, wie ich sie oben beschrieben, hat Van Beneden an den hyalinen Kugeln nicht gesehen. Auf eine solche von lipoïder Beschaffenheit hat erst neuerdings Fauré-Frémiet (6) aufmerksam gemacht, dessen Untersuchungen eine Fülle von chemischen Merkmalen der Substanzen der Ascarisgeschlechtszellen aufgedeckt haben. In Übereinstimmung mit Van Beneden schildert Nussbaum (7) die Struktur des Ascariseies als ein „netz- oder filigranartig angeordnetes Protoplasma mit seinen feinen eingelagerten Körnchen“, während Erlanger (8) es wabig gebaut sein lässt. Was Boveri (9) von der Struktur der Zellsubstanz des Ascariseies angegeben hat, ist wenig eindringend. Er unterscheidet (S. 61) eine „homogene Grundsubstanz, in der sich ein feinfädiges, bald eng-, bald weitmaschiges Gerüst ausbreitet“. Irgendwelche Besonderheiten in ihm finden sich nicht beschrieben; auf die des „Archoplasma“ als einer „von den übrigen Zellbestandteilen verschiedenen Substanz“ (S. 62), auf welche sogar „eine neue Struktur der Zelle gegründet werden soll“ (S. 63), werde ich in einem späteren Kapitel eingehen.

Von Meves (4) ist neuerdings wieder die Frage nach der Struktur des Ascariseies berührt worden in Hinsicht vor allem auf die granulären Anteile des Protoplasmas. Von dem Protoplasmagitter selbst hat Meves nichts gesehen; er meint sogar (S. 691) von seinen Fibrillen nur, dass „ihre Existenz durch die Art und Weise, wie die Plastochondrien im Zellkörper verteilt sind (besonders aber auch durch ihr späteres Verhalten), so gut wie ausgeschlossen“ ist. Dass diese Schlussfolgerung, welche auf eine ausschliessliche Vorstellung von rein zerstreut und beziehungslos im Dotter liegenden „Plastochondrien“ hinausläuft, hinfällig ist, werden diejenigen meiner Beobachtungen zeigen, welche ich in einem späteren Kapitel zu schildern haben werde, das von dem „späteren Verhalten“ der Granula während der Befruchtungsvorgänge handeln wird. Dass die „Protoplasmafäden“, an welchen die Eigranula aufgereiht sind, Kunstprodukte sein sollen (4a, S. 242), welche durch eine „ungenügende“ Wirkung der Osmiumsäure entstanden sind, bestreite ich Meves ebenso wie die Erklärung (4, S. 692), dass das „Netzwerk in der Grundsubstanz infolge starker Osmierung unsichtbar geworden wäre“. Ich meine

vielmehr, dass Meves eher ein Opfer stark differenzierter Präparate geworden ist, wie das bei der Altmannschen Methode mit ihrer Pikrinentfärbung der Fall sein kann. Die von mir untersuchten und in Chromosmium fixierten Eier sind sicherlich nicht weniger stark osmiert gewesen, wie die von Meves untersuchten Objekte. Dass optische Reste jenes Gitters auch bei der Altmannschen Methode darstellbar sind, sofern man nur nicht zu weit differenziert, habe ich oben ausgeführt. Die Schlussfolgerung ist, dass Meves jenes Plasmagitter vollständig in dem Fixierungsbild des Ascariseies übersehen hat, ebenso wie eine zweite Eigentümlichkeit des Ascariseies, die ungleiche Verteilungsweise der Protoplasmagranula. Meves ist nur aufgefallen, dass sie „durch den ganzen Zelleib verstreut“ liegen, dass sie „stellenweise Gruppen bilden“, an der „Membran des Kerns“ wie „unter der Zelloberfläche“ stärker angehäuft sind und endlich in „grösserer Zahl die Oberfläche der Sphères hyalines bedecken“. Meves hat übersehen, was vielleicht eine Folge seiner 5 μ dünnen Schnitte ist, dass die beiden Pole des Ascariseies ungleich dicht granuliert sind. Auch Van Beneden hat keine entprechende Beobachtung gewonnen. Hier dürfte der Grund sein, dass zu jener Zeit noch keine Granulamethoden geschaffen waren.

Gegen die Mevessche Darstellung der Eistruktur hat bereits Retzius (10a) Einspruch erhoben auf Grund eigener Untersuchungen. Retzius unterscheidet (S. 36—37) eine „strukturlose Grundsubstanz, welche von einem ziemlich weitmaschigen Gerüst von feinen, sparsam verästelten und mit feinen Körnern besetzten Fäden durchsetzt und umsponnen ist; in diese Substanz ist auch das Deutoplasma mehr oder weniger dicht eingelagert und von dem Fadengerüst umsponnen“. Von den drei Arten von Dottergebilden lässt jedoch Retzius nur zwei gelten, die Sphères und die Gouttelettes. Die Corpuscules réfringents sollen „kleinen Anhäufungen und Gruppen von Fibrillen und Mikrosomen“ entsprechen, eine Auffassung, mit welcher ich nicht einverstanden bin. Für die Besonderheit dieser Gebilde spricht ihre starke Lichtbrechung und Osmiumspeicherung. Und da in beiden Bildern, dem lebenden mit den glänzenden Dotterkügelchen und dem fixierten mit den schwarz erscheinenden Gebilden, die Verteilungsweise der fraglichen Kügelchen ungefähr die gleiche ist, so halte ich in Übereinstimmung mit Van Beneden seine Corpuscules

réfringents für eine besondere Art von Dotterelementen, deren Bedeutung auch darin sich äussert, dass sie als solche am längsten von allen im Laufe des Befruchtungsprozesses erhalten bleiben. Als „ziemlich weitmaschig“ bezeichnet Retzius das Protoplasmanetz des Ascariseies, dessen Ordnung seine Fig. 1 und 2 auf Tafel VIII der biologischen Untersuchungen (XIII) sehr klar beurteilen lassen. Hiermit stimmt von meinen vielen Figuren nur die Fig. 20 im allgemeinen überein; ihre Struktur ist jedoch, wie oben gezeigt, eine solche von gröberer Ordnung. Demgegenüber rechtfertigen meine beiden Figuren 1 und 2 jene Retziussche Bezeichnungsweise nicht. Sie illustrieren vielmehr und besonders die erstere von beiden, dass das fragliche Plasmagitter sehr engmaschig geformt ist, so eng, wie es der Feinheit der fibrillären Netzteile selber in einem weit angepassten Zustande entspricht.

4. Die Struktur der Spermie.

So mannigfaltig die Struktur der einzelnen Eier sowohl bei ein und demselben Wurm, wie bei verschiedenen Weibchen sein kann, die Struktur der Spermien wechselt anscheinend weniger, wenn man der heutigen Methodik trauen darf. Zwei Formen sind wenigstens sehr auffällig verschieden, Spermien mit Glanzkörper (Fig. 3a, b, c, g, k, l; Fig. 4, Fig. 9—13, Fig. 15—18) und Spermien ohne Glanzkörper (Fig. 3e, f, i, m; Fig. 6, Fig. 14). Das bedeutet wohl mehr wie eine geringfügige Strukturdifferenz. Zwischen beiden Formen stehen zahlreiche Übergänge. So finden sich viele Spermien, bei denen nur eine sehr geringe Spur des Glanzkörpers oder ein schon schwach entwickelter Glanzkörper (Fig. 16—18 und Fig. 9, 13) vorkommt. Eine dritte Formengruppe aus ihnen zusammenzustellen, wäre aber eine sehr äusserliche Einteilungsweise. Ich zähle also auch die Spermien mit sehr schwach entwickeltem Glanzkörper zur ersten Gruppe, die demnach Spermien mit voll und solche mit gering ausgeprägtem Glanzkörper umfasst. Die Gestalt der Spermie ist dagegen sehr reich variiert. Vier Typen hat Van Beneden unterschieden, eine Unterscheidung, der ich mich anschliesse. Auf die Einteilung der Ascarisspermien ihrer äusseren Form nach, wobei natürlicherweise von dem so auffälligen amöboïden Wechsel eines hyaloplasmatischen Kopflappens (Fig. 3) ganz abgesehen

werden muss, werde ich erst weiter unten und nachträglich bei der Zusammenfassung dieses Kapitels und seiner Literatur eingehen.

Allgemein werden jetzt an den Ascarisspermien zwei Hauptteile unterschieden, der mehr kugelförmige Kopfteil und der kalottenartige oder mehr papillenförmige oder auch konische Schwanzteil. Ersterer beherbergt den relativ sehr kleinen und anscheinend kompakten Kern, letzterer zeigt in seinem Innern den so variablen Glanzkörper oder lässt ihn ganz vermissen. Meine folgenden Beobachtungen gelten für diejenigen Spermien, welche den als Receptaculum seminis bezeichneten Teil des Uterus anfüllen und, nachdem sie sich hier von den Uterusepithelien gelöst haben, mit den Eiern untermischt sind, um zu kopulieren.

Bisher ist der Kern der Spermie immer als homogen geschildert worden. So erscheint er allerdings bei den allermeisten Färbungen mit Kernfarbstoffen. Auch die Altmannsche Methode (Fig. 3, 15, 16), die selbst weit differenzierte Molybdänhämatoxylinfärbung, die verschiedenartigen Färbungen mit Anilinfarbstoffen (Fig. 9—13, 17—19) geben nur das Bild einer kleinen, kompakten und scharf begrenzten Kugel. In Wirklichkeit ist jedoch der Kern der Spermie nicht strukturlos, wie Fig. 20 an einer eben in das Ei eingedrungenen Spermie zeigt. Eine Fülle von Feinheiten hat hier eine reduzierte Silberfärbung an dem Ei wie an der Spermie aufgedeckt. Auffällig ist zunächst der ganze Farbton des Kernes. Von den mannigfaltigen schwarzen, braunen und gelben Granulis ist der matt gefärbte Kern sehr deutlich abgesetzt. Sein Inhalt erscheint zum grossen Teil aus sehr feinen, grau gefärbten Körnchen (Karyosomen) zusammengesetzt. Sie sind nicht gleichmässig verteilt und liegen nicht lose nebeneinander, sondern sind von einer eben auflösbar gewordenen und viel blasser gefärbten Substanz, die netz- oder gerüstartig bei schiefer Beleuchtung erscheint, irgendwie gebunden. Das Auffälligste sind meistens vier, seltener drei kurze und etwas gröber gekörnte Fädchen, welche sich bei den Mikrometerbewegungen einheitlich verschieben und ungefähr in der Längsachse der ganzen Spermie orientiert liegen. Nur selten sind sie im Winkel zu ihr gestellt. Ein einziges Mal habe ich sie um 90^0 gedreht gefunden. Sie liegen ausserdem nicht parallel nebeneinander, sondern konvergieren ein wenig kopfwärts. Gelegentlich sind nur die Körner dieser Fäden

gefärbt. Dann erscheint diese ganze Bildung viel weniger einheitlich. Begrenzt ist der so strukturierte Kern von einer sehr dünnen, wie eine Ringlinie sich abhebenden Kernmembran, die oft matt gekörnt, meist homogen und etwas glänzend aussieht. Ihre Aussenseite ist dicht von den braun gefärbten Mikrosomen des umgebenden Protoplasmas bedeckt.

Zwei Arten von Granulis lassen meine verschiedenen Färbungen in dem Protoplasma der Spermie unterscheiden, auffallend grosse Granula (Makrosomen) und sehr viel feinere (Mikrosomen). Beide Arten von Granula will ich allgemein als Plasmosomen der Spermie zusammenfassen, der oben für die Granula des Eies gewählten Bezeichnung entsprechend. Die Makrosomen der Spermie, die im lebenden Zustand stärker lichtbrechend sind, färben sich mit der Altmannschen Methode sehr klar und leuchtend rot (Fig. 3, 15, 16), mit der reinen Molybdänhämatoxylinfärbung (Fig. 4—8, 14) tiefschwarz bei bestimmter und geringerer Differenzierung. Auf solchen Präparaten bilden sie die auffälligste Plasmastruktur der Spermie. Sehr bemerkenswert ist ihre ungleiche regionäre Verteilung. Der Schwanz enthält meistens nur wenige Makrosomen, die oberflächlich gelegen und meist ungleichmässig verstreut sind, der Kopf dagegen sehr viele, wo sie im Umkreis des Kerns dicht gedrängt angehäuft sind und vielfach deutliche radiäre Reihen um ihn herum bilden. Nur ein relativ kleiner und mehr oder weniger breiter zirkumnukleärer Plasmahof bleibt frei von solchen Granulationen (Fig. 3a, c, h, Fig. 15, 16). Ausnahmsweise finden sich Spermien, deren Schwanz zahlreichere und dann mitunter auch gleichmässiger und dichter eingelagerte Makrosomen führt (Fig. 3f). Aber auch in diesem Fall einer reicher gekörnten Spermie ist der Kopf immer noch durch seine dichtere Granulierung ausgezeichnet. Frei von Makrosomen bleibt nur der amöboide basale Kopfteil, auf den ich nachher genauer zurückkomme. Untereinander sind die Makrosomen ungefähr gleichgross. Vergleicht man aber verschiedene Spermien miteinander, gleichviel ob die Spermien von einem und demselben Wurme stammen oder von verschiedenen, so zeigt sich doch eine gewisse Differenz. Mit der wechselnden Gesamtgrösse der einzelnen Spermien hat der Grössenunterschied ihrer Makrosomen nichts zu tun. Die Fig. 3a, c und f, sowie die Fig. 15 und 16 zeigen solche Differenzen und ausserdem noch, dass die Makrosomen-

anhäufung im Kopf der Spermie ungleich dicht ausfällt. Ich erwähne endlich noch geringe Färbungsunterschiede der einzelnen Makrosomen, die bei der Altmannschen Methode hervortreten können und von dunkelrot zu hellrot und orange variierte einzelne Körner zeigen, Unterschiede, die wohl nur auf einer ungleichen Dichte der Substanz und einer ihr entsprechenden Speicherung von Osmiumsäure usw. beruhen dürften. Aber alles dies betrifft nur eine geringe Nüancierung der Farbtöne. Markante Differenzen zeigen die Färbungen mit Anilinfarbstoffen usw. nicht. Eine solche lassen nach meinen bisherigen Erfahrungen nur reduzierte Silberfärbungen hervortreten (Fig. 20). Hier sind bei der kopulierenden, eben ein wenig in den Dotter eingedrungenen Spermie alle Makrosomen des Kopfes vollkommen ungefärbt geblieben, diejenigen des Schwanzes dagegen intensiv geschwärzt worden. Ein Zufall ist dieses Resultat nicht, denn es tritt bei allen Spermien hervor, gleichviel, ob sie eben erst der Eioberfläche sich angeheftet haben oder mit der halben Länge des Schwanzes schon eingedrungen sind oder endlich völlig im Dotter eingebettet liegen. Einer ungleichen Einwirkung der Dottersubstanzen auf die Spermienmakrosomen kann dieser eigentümliche Färbungserfolg nicht zugeschrieben werden. Er muss mehr bedeuten und von einem feinen substantiellen Unterschied zwischen den Makrosomen des Kopfes und denen des Schwanzes herrühren. Selbst wenn dieser Unterschied nur einen solchen für die Absorption des Silbernitrates bedingt hätte, würde dies immer noch ein Hinweis sein auf eine für die fernere Bedeutung der Makrosomen bei der Befruchtung nicht gleichgültige besondere Molekularstruktur einer bestimmten Anzahl von ihnen. Es kommt hinzu, dass diese Makrosomenart eine besondere regionäre Verteilung in der Spermie zeigt. Die Einlagerung einer so reichen Menge grober Granula hat für die Anordnung ihrer Zwischensubstanz, die ich als Grundsubstanz der Spermie bezeichnen will, eine gewisse Struktur zur Folge, eine gröbere wenigstens, die sich einer der gleichen Ordnung beim Ei an die Seite stellen lässt. Wie dort die Einlagerung der Dotterkugeln, so bedingt auch hier die der Makrosomen eine entsprechende Architektur der Spermie. Diese ist am ausgeprägtesten im Kopf der Spermie, weil hier die Zusammenhäufung der Makrosomen am dichtesten ist. Als ein helles

Gitterwerk erscheint die Grundsubstanz auf den Altmann-Präparaten (Fig. 3) oder auf denen der Molybdänhämatoxylinfärbung (Fig. 4, 5). Das entsprechende Negativ zeigt die Fig. 20, in welcher die Makrosomen ungefärbt geblieben, die Grundsubstanz dagegen ausgefärbt worden ist. Ein Gitter- oder Netzwerk ist jedoch die Grundmasse nicht; sie bildet geschlossene Vakuolen, wie sich mikroskopisch entscheiden lässt, ebensoviele, als es Makrosomen gibt. Und was als dickere Knotenpunkte des Netzes erscheinen kann, sind dementsprechend stärkere Plasmateile, welche die grösseren Zwischenwinkel der Makrosomen ausfüllen. Im Schwanz der Spermie ist die Grundmasse bei weitem nicht so regelmässig vakuolisiert. Das entspricht wiederum durchaus der geringeren Anhäufung sowie der ungleichmässigen Verteilung jener Makrosomen.

Die Grundsubstanz der Spermie muss eine ganz besondere Beschaffenheit haben. Während die Protoplasmen der Eier, die der Uterusepithelien, der Muskelzellen der Wand sich in den Protoplasmafarbstoffen, z. B. einer Erythrosinlösung oder auch mit wenig differenziertem Molybdänhämatoxylin, leicht darstellen lassen, verhält sich die Grundsubstanz der Spermie völlig refraktär. Das ändert sich erst, wenn sie mit dem Dotter des Eies in Berührung gekommen ist. Die Grundsubstanz ist nicht strukturlos. Als Strukturteile führt sie eine Menge feiner Granula, Mikrosomen der Spermie (Fig. 20), welche entweder in einfacheren und mehr geraden Reihen verteilt sind, wie das im Schwanz der Spermie der Fall ist, oder ausgeprägt, wie im Spermienkopf, netzig angeordnet stehen. Hier kommt es auch, jenen Stellen der Makrosomenzwischenwinkel entsprechend, zu der Bildung kleinerer Gruppen von Mikrosomen. Zum Unterschied von reduzierten Silberfärbungen lässt die Altmannsche Methode die Mikrosomen so gut wie völlig unsichtbar. Man muss schon sehr genau beobachten können, wenn man diese so feinen Granula als dunkelgelbliche oder graugelbliche Körnchen in einer ein wenig helleren Masse verteilt finden will. Die Fig. 3 zeigt solche Andeutungen, die bei schiefer Beleuchtung eingezeichnet worden sind. Um den Kern herum ist oft nur eine schmale und einreihige, mitunter eine zwei- und dreifach so starke Hülle von Mikrosomen vorhanden. Die Mikrosomen sind fast alle gleichgross und sehr fein. Vereinzelte nur können doppelt und vierfach so gross sein. Bei vielen Spermien herrscht eine strenge Linienführung in der

allgemeinen Anordnung der Mikrosomen vor, eine radiäre im Kopf, die derjenigen der Makrosomen konform ist, eine rechtwinklig verkreuzte dagegen im Schwanz. Das eine System dieser letzteren Mikrosomenreihen ist in der Längsachse der Spermie orientiert, ein zweites fast genau quer dazu. Das ist eine der Grundsubstanz durchaus eigentümliche Struktur, da sie trotz der so unregelmässigen Verteilungsweise der Makrosomen im Schwanz ausgeprägt ist. Einen bestimmten Unterschied zeigt endlich noch die Verteilung der Mikrosomen im Schwanz bei den Spermien mit und ohne Glanzkörper. Bei den Spermien mit voll ausgeprägtem konischem Glanzkörper ist die Grundsubstanz mit ihren oft so deutlichen beiden Mikrosomenreihen zu einer dünnen Rindenschicht geworden, welche den Glanzkörper überzieht. Nur gelegentlich finde ich auf den mit reduzierter Silberlösung behandelten Spermien, dass noch ein feiner protoplasmatischer Faden, welcher auch etwas verästelt sein kann, den Glanzkörper in der Länge oder etwas schräg durchzieht. Dieser axiale Plasmastrang enthält dann eine Anzahl von Mikrosomen. Bei den Spermien dagegen, welche nach dem Typus der Fig. 13, 16, 17 und 18 mit sehr geringem Glanzkörper versehen sind oder ihn überhaupt nicht besitzen (Fig. 3f), ist das Mikrosomenmaterial des Schwanzes nicht nur auf eine dünne Rinde, sondern mehr oder weniger gleichmässig in der ganzen Dicke der Grundsubstanz verteilt. Nur gelegentlich sind die Mikrosomen in seiner Achse etwas zahlreicher angehäuft.

Der so variable und stark lichtbrechende Glanzkörper der Spermie erscheint auf den Altmannpräparaten (Fig. 3, 15, 16) und auf den mit Molybdänhämatoxylin behandelten (Fig. 4) gleichzeitig mit den Makrosomen und ebenso intensiv gefärbt. Etwas heller rot wie die Makrosomen kann er gelegentlich bei der Altmannschen Methode gefärbt sein. Das Kresylviolett dagegen färbt ausser dem Kern von den Gebilden des Protoplasmas nur den Glanzkörper in elektiver Weise (Fig. 9—13, 17, 18). Seine Masse erscheint bei der Chrom-Osmiumfixierung homogen; mitunter ist sie sehr schwach und undeutlich gekörnt. Gelegentlich zeigt er im Innern eine helle und ungefärbte vakuolenartige Bildung von sehr wechselnder Grösse. Spuren seiner Bildung zeigen die Fig. 16—18. In der Fig. 16 ist er ein kurzer und feiner axialer Faden, zu welchem in den beiden folgenden Figuren noch ein zweites bogenförmig gekrümmtes Stück hinzu gekommen

ist, welches schon mit seiner Kurve die spätere und dem Kern zugewendete Konkavität des voller ausgeprägten Glanzkörpers (Fig. 13, 12—10, 31 und k) im voraus zeichnet und bestimmt. Gelegentlich ist der Glanzkörper gerunzelt (Fig. 3b), was aber wahrscheinlich auf einer Kontraktion der lebenden Spermie beruht. Wenigstens entspricht eine solche Formänderung dem, was sich an den lebenden Spermien mitunter beobachten lässt. Viele Spermien, anscheinend nicht alle, tragen an der äussersten Spitze des Schwanzes noch eine feine, granulierte Scheibe, welche sich mit Kresylviolett am deutlichsten darstellen lässt und der Rindenschicht unmittelbar eingelassen erscheint (Fig. 9—18). Ich will sie als Spitzenscheibe bezeichnen.

Untersucht man lebende Spermien in erwärmter Ringerscher Flüssigkeit, die am besten isotonisch mit den Ascariseiern durch Verdünnung gemacht wird, auf dem geheizten Objekttisch, so zeigen dieselben lebhafte amöboide Bewegungen, die ausschliesslich von einem basalen und nicht granulierten, makrosomenfreien Plasmateil des Kopfes ausgeführt werden. Die Substanz dieses basalen Kopfstückes sieht im allgemeinen hyaloplasmatisch aus; sie ist begrenzt von einer feinen und nur wenig glänzenden Oberflächenhaut, welche sich weiterhin dem Spermienleib zu verdickt und nun den Kopf wie den Schwanz vollständig bekleidet (Fig. 3—10). Allerlei schollige und gerinnselige, tropfige und streifenförmige Strukturen treten in diesem wechselnd breiten und so veränderlichen Hyaloplasmasaum auf, die eine Zeitlang bestehen bleiben, dann sich verändern und verschwinden, um dann aufs neue von dem kernhaltigen und granulierten Teil des Kopfes her sich wieder auszubilden. Noch wechselnder wie dieses innere Spiel ist die Gestalt des basalen Kopfstückes. Es ist oft ein einfacher aber verschieden langer Plasmalappen; dann tritt ein kurzer Buckel an ihm auf, entweder an einer Seite oder an seinem freien Ende, zunächst spitz und fein, bald lang werdend und sich kolbig verdickend und oft unaufhörlich sich hin- und herbewegend, verkürzend und wieder verlängernd. Die Altmannsche Methode fixiert ausgezeichnet und in völlig naturgetreuem Zustand diese so rasch wechselnden amöboiden Formen der Ascarisspermien (Fig. 3), wenn man die Würmer unter warmer Ringerscher Flüssigkeit oder Kochsalzlösung öffnet und in entsprechend erwärmtem Chromosmiumgemisch fixiert. Die einzelnen

Spermien (a—m) der Fig. 3 zeigen nichts, was ich nicht auch an ihrem lebenden Protoplasma sich habe abspielen sehen und worauf ich jetzt genauer eingehen will. Es ist bemerkenswert, dass bei allen Bewegungsvorgängen, die ich lange Zeit hindurch beobachtet und verfolgt habe, jener den Kern umgebende Makrosomenmantel fast völlig ruhig und unbeweglich gehalten wird (Fig. 3 c und h). Es ist seltener, dass einzelne Makrosomen hintereinander ein wenig basalwärts verschoben werden (Fig. 3 a, b und d), oder dass die basalste Reihe ein wenig abrückt (Fig. 3 e), und noch seltener, dass sie eine gewisse Strecke weit vorrücken und einzeln eine Zeitlang auch so liegen bleiben (Fig. 3 f und g), um dann wieder eingeholt zu werden. Die allgemeine Substanz des basalen Kopfstückes ist auf den Altmannpräparaten entweder fast homogen (Fig. 3 c) beschaffen, was einem glasig-durchsichtigen Zustand des amöboiden Kopflappens im Leben entsprechen würde, oder gleichmässig gerinnselig-streifig (Fig. 3 b). Auffälligere Strukturen zeigen die Spermien a, d, e, i, f, g, k, m und l, von welchen die drei letzten schon die Anfangsstadien der Kopulation bedeuten. Auch die Spermie b hat ihren Kopflappen lang und gerade ausgestreckt und damit einer Eioberfläche sich angeheftet. Streifige Strukturen, die von dem kernhaltigen Spermienleib her auftreten, charakterisieren jedoch diese eben dem Ei aufgeheftete Spermie noch nicht; es erscheint dieser bewegliche Spermienteil fast noch gleichmässig gerinnselig. Nur hier und da sind feine Andeutungen jener später so auffälligen Streifen zu sehen. Eine gewisse Reihenfolge in der wechselnden Strukturierung des Hyaloplasmasaumes zeigen die übrigen jener Spermien. Die ersten Körnelungen, welche noch dicht am Makrosomenmantel liegen, zeigt die Spermie a. Reicher sind sie in f geworden und weiter dem Rande des Saumes zu vorbewegt. Hinzugekommen sind in i und f schollig-tropfige Massen, welche zum Teil rot gefärbt sind und gelegentlich, wenn sie klein und rundlich sind, mit vorbewegten Makrosomen verwechselt werden können. Die Spermie i lässt die erste Phase ihrer Bildung erkennen. Es schiessen jene Substanzen aus dem Innern des Makrosomenmantels hervor, um dann vorzuströmen, wobei sie ihre Färbbarkeit verändern (f, g, d, e). Nur gelegentlich behalten ihre runden Kuppen, die bis in den amöboiden Rand des Kopflappens und seine ausgestreckten Fortsätze reichen, jene ursprüngliche Eigenschaft bei (i, f, m). Meistens zeigen die inneren

Substanzstreifen des Kopflappens, welche auf den lebendigen Vorgang lebhafter Stoffwechselprozesse hinweisen, nur noch einen graugelben oder leicht orangefarbenen Ton. Im übrigen haben jene auffallenden radiären Streifen der drei Spermien k, l und m schon mit dem Prozess der Kopulation selbst zu tun. Sie sind einleitende Vorgänge, auf die im nächsten Kapitel zurückzukommen sein wird.

Zusammenfassung und Literatur.

Formen der Spermien; amöboide Spermien.

Von den vielen Ascarisspermien, welche Van Beneden abgebildet hat (Taf. XI, Fig. 1—29), sind es nur zwei (Fig. 20 u. 21), welche ich für vollständig halten kann. Allen übrigen fehlt jenes amöboide Hyaloplasma des basalen Kopfstückes. Das Gegenteil der Van Benedenschen Auffassung ist die meinige. Denn nach Van Beneden sollen die Fig. 20 und 21 „alterierte“ Spermien bedeuten, während die Fig. 7, 8, 11, 23, 25, 27 jene bewegten Gestalten veranschaulichen, deren amöbenhaft bewegliche Fortsätze die unmittelbaren Verlängerungen der „granulierten Substanz“ des Spermienkopfes wären, welche nur in der Ruhe rund und glatt begrenzt sei.

Diese Auffassung Van Benedens ist jedoch das Resultat einer ausschliesslichen Betrachtung der verschiedenen Formen konservierter Spermien, an welchen aber der eigentliche bewegliche Plasmateil nicht erhalten geblieben oder unsichtbar geworden ist, weil er im Moment der Fixierung eingezogen wurde. Lebende amöboide Spermien hat Van Beneden nicht untersucht (1, S. 121). Es fehlt infolgedessen in seiner ganzen Betrachtungsweise der Maßstab für die Beurteilung der Fixierungsbilder. Dass der zirkumnukleäre Makrosomenmantel unmittelbar und aktiv die Pseupodien der Spermie liefert, bestreite ich auf das entschiedenste. Gewiss, er bleibt nicht völlig unbewegt bei der Bewegung der ganzen Spermie. Das führt jedoch nur zu Verschiebungen, die im grössten Falle solche werden, wie sie meine Fig. 3g anzeigt und die zusammen mit den Spermien a, b, f und k derselben Figur ungefähr in diesem Teil der Fig. 7 Van Benedens entsprechen können, welcher aber jener amöboide Kopfteil fehlt. Weiter habe ich derartig starke und lange granulierte Fortsätze des Spermienkopfes, wie sie z. B. die Fig. 8 Van Benedens wiedergibt, nur

bei maltraitierten Spermien gefunden oder bei solchen, welche allmählich zerfallen und zu Grunde gehen.

Die Degenerationsformen von nicht zur Befruchtung gelangten und im Uterus zu Grunde gehenden Ascarisspermien hat Romeis (11) neuerdings untersucht und verfolgt und dabei bereits gegen die fraglichen Gesichtspunkte Van Benedens Stellung genommen. Nach Romeis bedeuten die Bilder der pseudopodienartig und weit aus dem Protoplasma des Spermienkopfes verteilten Granulareihen schon einen gewissen „Fortschritt in der Degeneration", der bereits eine Ausstossung jener Granula „aus den Grenzen des Zellprotoplasmas" herbeigeführt hat. Das sind Angaben, mit denen meine eigenen Beobachtungen übereinstimmen. Zum Unterschied von den angeblich amöboiden Spermienbildern Van Benedens zeigt die von M. Nussbaum (7) gegebene Fig. 25 eine wirklich amöboide Spermie. Mit seiner Beschreibung des Vorganges (S. 161—162), welche jene „veränderlichen amöboiden Fortsätze" auf eine „hyaline Grundsubstanz" zurückführt, die „auch als dünner Mantel die Kopfkappe umgibt", stimmen meine Beobachtungen gut überein. Eine amöboide Spermienform hat auch Tretjakoff (16) abgebildet (Fig. 74, Taf. XXIII), sie aber sonst völlig unbeschrieben gelassen.

Weiter gehört hierher die Angabe von H. Marcus (12), welcher die amöboiden Zustände der Spermie bei Ascaris lumbricoides untersucht hat. Es gingen die Pseudopodien in der Hauptsache vom Kopf aus, vereinzelte auch „von dem Saum, der den Glanzkörper umgibt". Dieser letzte Vorgang wird eine Besonderheit der Spermien von A. lumbricoides sein können; bei A. megalocephala habe ich bisher niemals etwas anderes gesehen als amöboide Kopffortsätze.

A. Mayer (14), welcher die Beweglichkeit der Spermien von Ascaris meg. nicht hat beobachten können, vielleicht weil ihm „für Vitaluntersuchungen nicht genügend lebensfrisches Material zur Verfügung stand", hält es für unwahrscheinlich, dass die von Marcus beobachtete Kriechbewegung eine „normale" gewesen ist. Seine Meinung ist, dass die Koltzoffschen Reizungsversuche an den Spermatozoen von Decapoden mit KNO_3-Lösungen von wechselndem osmotischem Druck den zweifelsfreien Schluss liefern, dass die von Marcus beobachteten Bewegungen der Ascarisspermien keine „Eigenbewegungen" gewesen sind. Wenn jene

Decapodenspermien „beim Übergang von stärkeren in schwächere Lösungen“ pseudopodienartige Fortsätze aussenden und sie dann in verdünnteren Lösungen wieder einziehen, so seien das nur Formänderungen, die „ausschliesslich und direkt durch den osmotischen Druck“ bedingt worden wären. Zu diesen Ausführungen und ihrer eventuellen Anwendbarkeit auf meine Beobachtungen bemerke ich, dass ich die oben beschriebenen amöboiden Spermien unter dem geheizten Mikroskop (im Pfeiferschen Wärmeschrank) und in körperwarmer Ringerscher Lösung mehr wie eine Stunde lang in ihrem Formwechsel bei konstant gehaltener Temperatur verfolgt habe, in einer Lösung, die ungefähr isotonisch mit den Eiern war, so dass diese eben rund blieben. Während dieser ganzen Zeit ist eine Konzentrationsänderung der Untersuchungsflüssigkeit durch Umrahmen des Deckglases mit hartem Paraffin verhütet worden. Ausser dem amöboiden Formwechsel habe ich ausserdem auch die besonderen Bewegungen der kopulierten Spermien vor und bei dem Eindringen festgestellt und den Modus ihres Eindringens untersucht, worauf ich im nächsten Kapitel eingehen werde. Alles dies zeigt, dass es lebendige Eigenbewegungen der Spermien waren, die bei meinen Beobachtungen im Spiele gewesen sind. Um es zu wiederholen, daraus, dass beim gleichbleibenden osmotischen Druck jener Flüssigkeit die Gestalt jener Fortsätze der Spermien sich fortwährend änderte, folgt, dass es sich um amöboide Bewegungen gehandelt hat. Wenn nun A. Mayer seinen gegen Marcus gerichteten Ausführungen hinzugefügt hat, „ich schliesse mich der alten Auffassung an, nach der man für das Ascaris-Spermatozoon allerdings auch eine Art amöboider Bewegung annimmt, die aber durch ein Vorstrecken und langsames Nachziehen des Zellenleibes zustande kommt“, so ist dieser ganze Zusatz ohne prinzipielle Bedeutung. Die Frage, ob der ganze Zelleib als solcher vorgestreckt wird, oder ob noch fingerartige und sich orientierende Fortsätze aus ihm abzweigen, ändert an der Tatsache eines amöboiden Plasmateiles der Spermie nichts. Eine solche Unterscheidung läuft auf eine Tiftelei hinaus, die auch durch die Behauptung vom „langsamen Nachziehen des Zelleibes“ nichts von ihrem Charakter verliert.

Die Berechtigung der A. Mayerschen Kritik ist neuerdings Fauré-Fremiet (17) fraglich geworden, welcher schon die Ascarisspermatiden beweglich gefunden hat. Seine Abbildungen

(Fig. 50 und Taf. XII, Fig. 10) geben ihre amöboiden Formen („visibles in vivo sans l'addition d'aucun sérum") wieder, welchen meine Beobachtungen an den reifen Spermien entsprechen. Dass die Spermatiden einen rein protoplasmatischen Kopflappen zeigen können, hat auch Romieu gesehen gehabt. Nur lässt er ihn merkwürdigerweise von einem gewissen Entwicklungsstadium an durch einen protoplasmatischen Reduktionsprozess degenerieren und verschwinden.

Vier Typen von Spermien hat Van Beneden unterschieden, „Type sphéroïdale, pyriforme, campanuliforme, conoïde". Sie sollen die letzte Entwicklungsreihe der Spermien im Uterus bedeuten, in welchen sie unfertig ausgebildet eingedrungen sind. Der reifste Typus ist der kegelförmige. Zweierlei wird zu untersuchen sein; erstens, ob diese vier Typen reelle sind und dann, wie es mit der Theorie von der intrauterinen Reifung der Spermien bestellt ist.

Während Erlanger der Einteilung Van Benedens gefolgt ist, hat L. Scheben (13) sie bestritten. Nach ihm ist der sphéroidale Typus nur ein Artefact, welcher durch das Abbrechen des den Glanzkörper enthaltenden Schwanzteiles entstanden sein soll. Das glauben auch A. Mayer (14) und Marc Romieu (15), welche sogar beide es für nötig gehalten haben, dieses Resultat abzubilden. Romieu hat hinzugefügt, dass es leicht sei, die Exaktheit der Schebenschen Beobachtung zu bestätigen; in seinen Präparaten fänden sich häufig derartige Prophasen.

Meine Beobachtungen stehen auf der Seite Van Benedens. Es findet sich in der Tat eine derartige Form in dem als Receptaculum seminis bezeichneten Teil des Uterus, ohne dass von einem Abgebrochensein des Glanzkörpers auch nur irgendwie die Rede sein könnte. Eine solche schwanzlose kugelförmige Spermie, die auch in derselben Weise wie die drei übrigen Typen ihre amöboiden Bewegungen auszuführen vermag, zeigt meine Fig. 3 d im Konservierungsbild. Mitten in der Dicke eines 15 μ starken Celloidinschnittes liegt diese fragliche Spermienform. Dementsprechend kann also ihre Schwanzlosigkeit nicht die Folge einer Schnittverletzung usw. sein. Schon die vollkommen glatte Kontur an dem granulafreien und gleichmässig konvexen Umfang der Spermie spricht überzeugend gegen jede derartige Betrachtungsweise. Van Beneden hat bei dieser fraglichen Spermienform

einen mehr homogenen Teil, eben diese konvexe Kalotte, als „hemisphère caudal de zoosperme“ von dem granulierten Kopfteil „hemisphère céphalique“ unterschieden. Dieser Einteilung stimme ich zu. Der konvexe Schwanzteil, welcher nach aussen durch eine deutlichere Linie begrenzt ist, erscheint auf meiner Fig. 3 d nur wie ein gelber homogener Saum an dem konvexen Umfang des roten perinukleären Makrosomenmantels. An dem Kopfteil unterscheide ich dagegen wiederum von dem granulierten Zelleib den hyaloplasmatischen und amöboiden Kopflappen, in den hier eine Menge streifiger und klumpiger Substanzen eingeströmt sind.

Alle Übergänge zu der zweiten Spermienform, Type pyriforme Van Benedens, habe ich auf meinen Präparaten vorgefunden. Eine minimale Auswölbung der Schwanzkalotte in der Mitte ihrer Konvexität, ein etwas deutlicherer aber noch kurzer und abgerundeter Buckel und dann endlich ein längerer papillenartiger Schwanz, der wiederum plumper (Fig. 3 i) und schlanker (Fig. 3 e) sein kann, charakterisieren denselben. Ausgeprägte Typen birnförmiger Spermien sind meine Fig. 3 e, f, m und die Fig. 5 und 6, welche den Van Benedenschen Abbildungen im Umriss entsprechen. Nur vermag ich nicht die Ansicht Van Benedens zu teilen, welcher die Granula des Schwanzes immer als viel feiner wie die des Kopfteiles bezeichnet. Meine Fig. 3 e, i, f, m zeigen das Gegenteil. Spermien, deren Schwänze keine Makrosomen enthalten, habe ich bisher nicht gefunden. Mit den von Van Beneden gezeichneten und beschriebenen Schwanzgranulis könnte ich höchstens die Mikrosomen vergleichen, welche die Silberfärbung so klar, die Altmannsche Methode nur als sehr feine gelbliche Körnchen angedeutet erkennen lässt (Fig. 3). Das wäre aber ein Vergleich, welcher den Widerspruch nicht völlig beseitigen würde. Denn es darf dabei nicht vergessen werden, dass auf den Figuren Van Benedens (Taf. XI, Fig. 3, 7) der Grössenunterschied beider Plasmosomen bei weitem nicht so auffällig ist wie auf meinen Präparaten.

Gegen den dritten Typus (Type campanuliforme), welcher äusserlich durch einen füllhornähnlichen Schwanz charakterisiert ist, hat Scheben geäussert, dass „in gut konservierten Schnitten derartige Gebilde keinesfalls zu erblicken“ sind. Er hält sie zum grossen Teil für „pathologischer Natur“, die innerhalb weniger Minuten entstehen sollen. Diese Kritik — schon Romieu hat

ihre Berechtigung bestritten — halte ich für verfehlt. Es genügt dagegen hervorzuheben, dass solche Spermien kopulieren (Fig. 9, 13, 17, 18) und eine Befruchtung herbeiführen, deren morphologische Stadien sich anscheinend in nichts von denen unterscheiden, welche durch jene anderen Spermientypen veranlasst worden sind. Einige der füllhornähnlichen Spermien zeigen nach Van Beneden eine schwanzwärts ausgebogene Grenzplatte (plaque limite), andere ein axiales Stäbchen (bâtonnet axial) von stärker lichtbrechender Substanz. Dass beide Bildungen zusammenhängen, zeigen meine Figuren 17 und 18, welche insofern mit der Fig. 12 von Van Beneden übereinstimmen. Spermien mit alleiniger Grenzplatte habe ich bisher nur sehr selten gesehen; die meisten hatten bereits eine Platte entwickelt, von deren konvexer Mitte ein freilich sehr kurzer Sporn ausging, der dann wohl als die erste Bildung jenes Stäbchens aufzufassen ist. Grenzplatte und Stäbchen fasse ich als einheitliche Bildung auf, von denen nur der dem Kopf zugewendete Grenzteil zuerst entstehen würde. Auf den Figuren 8 und 21 Van Benedens sind beide Gebilde etwas getrennt gezeichnet, in der Fig. 12 dagegen zusammenhängend. Mit dem letzteren Modus stimmen meine Beobachtungen am meisten überein. Selten habe ich Spermien gefunden, deren Schwanz nur ein Stäbchen (Fig. 16) und keine Grenzplatte zeigte.

Spermien vom vierten und letzten Typus, dem „Type conoïde", stellen meine Fig. 3a, b, c, k, l, Fig. 4, 10, 11, 12 dar; Übergangsformen zu ihnen sind die Fig. 9, 13, 15 und auch noch die Fig. 3g. In der Fig. 13 ist die glänzende Substanz des Schwanzes vakuolisiert. Die verschiedene Mächtigkeit des Glanzkörpers (corps réfringents) ist es, welche von einem gewissen Grade an nicht nur die Form des Schwanzes bedingt, sondern auch eine Verdünnung der ihn umhüllenden und granulierten Plasmasubstanz mit ihren Makro- und Mikrosomen bewirkt. Je mächtiger der Glanzkörper, um so schmäler ist seine plasmatische Hülle, in welcher dann schliesslich, wenn dieser zu einem mächtigen kegelförmigen Körper geworden ist, nur eine einzige Lage von Makrosomen noch Platz hat (Fig. 3b, c, h, k, l, Fig. 4). Auf den mit Chromosmium fixierten Präparaten finde ich den Glanzkörper immer völlig homogen, abgesehen von jenen gelegentlichen Vakuolen. Dass er und zwar besonders bei den Übergangsformen zum kegelförmigen Typus eine granuläre Innensubstanz zeigen soll, wie Van Beneden

beschrieben hat, kann ich nicht zugeben. Nach Van Beneden liegt der Glanzkörper unmittelbar im Plasma des Schwanzes eingeschlossen. Scheben lässt ihn noch von einer besonderen Membran umhüllt sein, die ich auf meinen Präparaten nicht konstatieren kann. Weiter ist nach Van Beneden oft die Grenzplatte von der Basis des kegelförmigen Glanzkörpers getrennt, oft dagegen mit ihr zu einer einheitlichen Masse vereinigt. Bisher habe ich nur den letzten Modus bei den konischen Spermien ausgeprägt gefunden. Eine Frage für sich ist die nach der Membran der ganzen Spermie. Der Schwanz der Spermie soll nach Van Beneden eine solche besitzen und zwar eine isolierbare, der Kopf dagegen nicht. Mit einem freien Rand soll sie diesem zu aufhören, so dass dann die Masse des Kopfes selber eine nackte Protoplasmasubstanz vorstellen würde.

Dass die Membran des Spermienschwanzes isolierbar ist, haben Boveri und Scheben bestritten. Unmittelbare Anzeichen dafür habe auch ich nicht auffinden können. Aber es ist mir nicht zweifelhaft, dass die Schwanzmembran aus einer derberen und dickeren Substanz besteht wie die des Kopfteils. Damit ist mein Haupteinwand gegen die Van Benedensche Meinung von der Membranlosigkeit des Spermienkopfes bereits hingestellt. Ich habe nirgends gesehen, dass die Membran des Schwanzes mit freiem Rand kopfwärts aufhört; sie umhüllt auch, nur etwas dünner werdend, den ganzen Kopf der Spermie und setzt sich sogar, wenn man die amöboiden Formen untersucht, als ein nun allerdings sehr fein gewordenes Häutchen, das wie ein äusserst dünnes und glattes Oberflächenhäutchen erscheint, auf den hyaloplasmatischen Kopflappen fort, ihn allseitig umschliessend (Fig. 3—10). In seiner Fig. 20 und 21 der Tafel XI hat Van Beneden zwei Spermien abgebildet, welche, wie oben schon gezeigt, nach meiner Auffassung eine vollständige amöboide Form mit einfachem, nicht weiter verzweigtem hyaloplasmatischen Kopflappen bedeuten, nach Van Beneden dagegen ein Artefact sind. Beide Figuren zeigen eine den Kopf umhüllende feine Ringlinie, zu welcher Van Beneden folgende Ausführungen gegeben hat (S. 137): „Souvent, après la mort de zoosperme, l'on voit apparaître autour de l'hémisphère céphalique, à quelque distance de la masse granuleuse, un contour circulaire très pâle, délimitant un espace parfaitement homogène et très clair (pl. XI, fig. 20

et 21). A première vue l'on est tenté de conclure de la présence de ces images à l'existence, autour de l'hémisphère granuleuse, d'une membrane très mince qui, appliquée pendant la vie sur la substance granuleuse, se soulèverait après la mort et deviendrait par là plus apparente. Mais, en y regardant de près, on se convaincra sans peine que cette interprétation des images dont il s'agit n'est nullement justifiée. En vain cherchera-t-on par la compression à amener la rupture de cette soi-disant membrane; jamais l'on ne parvient à distinguer le moindre pli à la surface; il n'est pas rare de voir, quand on cherche à comprimer la substance claire délimitée par ce contour régulier et très apparent, quoique toujours très pâle, cette substance s'étendre et, au moment où la pression venent diminuer, l'élément tend à reprendre sa forme et ses dimensions primitives, cette substance se décomposer en gouttelettes. La zone pâle et formée par une substance fluide qui ne se dissout pas dans les liquides indifférents. C'est probablement la substance interfibrillaire de protoplasma gonflée et séparée, après la mort, de la substance fibrillaire.“

Dass die fragliche Kontur des Spermienkopfes erst nach dem Tode der Spermie erscheint, bestreite ich Van Beneden. Sie ist an der lebenden Spermie, die ihre amöboiden Bewegungen ausführt oder vorübergehend in ein Ruhestadium von dem Aussehen der Fig. 3a gerät, um dann wieder ihre Pseudopodien auszustrecken (Fig. 3h, a), so deutlich sichtbar, wie es auch die Fixierungsbilder (Fig. 3–13) nur kräftiger erkennen lassen. Um die postmortale Abhebung der Membran kann es sich dementsprechend nicht handeln. Dem seitlichen Umfang des granulierten Kopfes liegt sie in vivo dicht an. Rein basalwärts folgt dagegen ihre verfeinerte Kontur allen Phasen des amöboiden Kopflappens, gleichviel ob er kurz oder lang, einfach oder gelappt geformt wird. Jener so klare und vollkommen homogene Zwischenraum, der von einer flüssigen Substanz gebildet sein soll, ist es in vivo nicht völlig und vor allem auch nicht immer, da eine strömende und sich bewegende Menge wechselnder Gebilde von gerinnseligem, tropfigem, streifigem Aussehen in ihm auftreten und verschwinden können, welche am besten noch die Altmannsche Fixierungsmethode konserviert. Die übrigen, wie z. B. die Zenkersche, geben dagegen Bilder, welche an die beiden Van Benedenschen Figuren erinnern. Bei ihnen sind von der hyaloplasmatischen

Substanz nur gerinnselig-körnige Reste erhalten geblieben, so dass jene Ringlinie einen künstlichen und leeren Zwischenraum umgeben muss. Jene Erklärung Van Benedens, wonach ein derartiges Bild wahrscheinlich auf eine durch das Absterben hervorgerufene Trennung der aufgeblähten interfibrillären Plasmasubstanz von der fibrillären zurückzuführen ist, trifft demnach nicht das Richtige. Was der Deutung zugrunde gelegt werden muss, ist der lebendige Wechsel eines Endo-Ectoplasmaprozesses. Und dementsprechend ist auch jene Ringlinie, deren Faltbarkeit Van Beneden bei seinem Druckversuch vermisst hat, nicht als eine mehr oder weniger starre Membran aufzufassen (deren Faltbarkeit bei der Konservierung im übrigen meine Fig. 20b, c illustriert), sondern nur als eine konsistentere Hüllschicht um jene nur flüssige und für den amöboiden Protoplasten charakteristische Substanz des Hyaloplasmas. Sicherlich ist diese so gestaltungsfähige Oberflächenhaut auch hier bei der Ascarisspermie eine lipoide Substanz oder jene ölige, eiweißseifenartige Masse, mit welcher Quinke experimentiert hat, um die Erscheinungen einer Protoplasmabewegung zu erklären. Kopfwärts setzt sich nach meinen Beobachtungen dieses allen wechselnden Oberflächenspannungen folgende Ektoplasmahäutchen in jene nun ein wenig dicker und bestimmter erscheinende Membran fort, welche den granulierten Teil des Kopfes und den Schwanz der Spermie umgibt. Dass diese Membran an irgend einem Umfang des granulierten Kopfplasmas mit einem freiem Rand aufhört — nach Van Beneden hört sie sogar schon in der Kernhöhe des Kopfes auf — habe ich weder an der lebenden Spermie noch an der konservierten gesehen. Beide Grenzlinien, die des amöboiden Kopfstückes und die des unbeweglichen granulierten Spermienkopfes, gehen ineinander über. Es kann also nicht so sein, dass der hyaloplasmatische Kopflappen, wenn er ausgestreckt wird, wie unter dem Rand einer Glocke herausfährt und wieder unter ihn zurückgleitet. Nur muss die Substanz der Membran oberhalb des beweglichen Kopfteiles eine andere und besondere sein. Denn hier habe ich keine seitenständigen Fortsätze sich bilden und sich bewegen sehen. Daraus kann gefolgert werden, dass die Membran hier eine starre oder wenigstens so beschaffen ist, dass sie die Bildung amöboider Plasmabuckel nicht zulässt. In Rücksicht hierauf ist mein Ergebnis also dies, dass nur die rein basale Fläche

des Spermienkopfes — nicht der ganze Umfang, wie Van Beneden gemeint hat, von einem nackten Plasmasaum eingenommen wird, der jedoch immer noch und natürlicherweise von dem Oberflächenhäutchen begrenzt ist und begrenzt sein muss.

Struktur der Spermie.

Nach Van Beneden besteht der Kern der Spermie nur aus Chromatin, eine Ansicht, welche die meisten Anhänger gefunden hat. Ich halte sie nicht für richtig auf Grund meiner obigen Beobachtungen bei Silberfärbungen. Doch will ich hier absehen von einer weiteren Erörterung der Frage nach der Kernstruktur der Spermie, da ich in einer besonderen Untersuchung eingehender dieses Problem im Zusammenhang zu behandeln gedenke. Das Protoplasma der Spermie lässt Van Beneden aus moniliformen Fibrillen bestehen, welche miteinander durch feine Querfäden zu einem dreidimensionalen Netz verbunden sind, dessen Knotenpunkte die Protoplasmakörner bedeuten und dessen Maschen prismatisch oder polyedrisch sind und von einer interfibrillären Substanz angefüllt werden. Liegen die körnerartigen Anschwellungen benachbarter Fibrillen in gleichen Abständen und Höhen nebeneinander, so soll eine den Muskelfibrillen ähnliche Streifung entstehen. Im Kopf der Spermie sind alle solchen varikösen Fäden radiär zum Kern orientiert, in der Rindenschicht des Schwanzes folgen sie der Längsachse der Spermie, so dass Längsreihen und Querreihen von Körnern entstehen. Innerhalb einer und derselben Spermie sind alle Protoplasmakörner, die des Kopfes wie des Schwanzes, von der gleichen Grösse; sonst variieren ihre Dimensionen bei den einzelnen Spermien.

Eine feine fädig-netzige Struktur, die aber im Vergleich mit meinen Beobachtungen ausserordentlich grob und unnatürlich erscheint (siehe Fig. 1 und 2 ihrer Taf. I), haben auch Carnoy, welcher schon 1883 eine solche Struktur in dem von ihm als couronne bezeichneten Spermienkopf gefunden hatte, und Lebrun (18) beobachtet; nur behaupten sie, dass Van Beneden gar nicht das wirkliche Protoplasmaretikulum gesehen habe, da die grossen Körner seiner Abbildungen in Wirklichkeit den mit Enchylemkügelchen gefüllten Maschen des Retikulums und nicht den Knotenpunkten entsprächen. Nach v. Erlanger (8) ist das Protoplasma nicht netzig, sondern wabig gebaut. Zahlreiche rundliche und

ziemlich ansehnliche Körner, Deutoplasmakörner eines männlichen Dotters, scheinen ihm vorzugsweise in den Knotenpunkten des Wabenwerkes zu liegen. Fädig erscheinende Strukturen sind sonst nirgends mehr vom Protoplasma der Ascarisspermie beschrieben worden; granuläre dagegen noch vielfach. So sind die groben Granula von den Gebrüdern Zoja, von Tretjakoff, Scheben, A. Mayer, Romieu, Meves, Romeis und Fauré-Frémiet beobachtet und mit sehr verschiedenen Namen belegt worden. So heissen die von Van Beneden als granules protoplasmiques bezeichneten Gebilde bei den Zojas Plastidulen, bei A. Mayer, Romieu Mitochondrien, bei Meves Plastochondrien, bei Romeis Chondriosomen. Dass ich in dieser Galerie von Namen eine neue Bezeichnung aufgehängt habe, Makrosomen, hat seinen Grund zunächst darin, dass ich strenger wie bisher zwei verschiedene Arten von Granulis der reifen Spermie zum mindesten unterschieden wissen will, die Makrosomen und die Mikrosomen. Dass die Spermiengranula verschiedenartig sein müssen, hat wohl zuerst Romieu geäussert (15, S. 273). Er teilt die Mitochondrien in viel grössere und sehr feine Granula ein, welche ausgesprochen eosinophil sein sollen. Auf seinen Figuren 5—18 der Tafel XIV und 60—63 auf Tafel XVI ist anscheinend die letztere Sorte als eine netzig verteilte Summe sehr feiner und dunkelgrauer Punkte wiedergegeben worden und dazwischen wenige und etwas grössere schwarze Granula eingezeichnet, die nur im näheren Umkreis des Kernes verstreut liegen. Derartig feine punktförmige Granula hat schon A. Mayer (siehe Fig. 28—37 seiner Tafel XV) den Spermien eingezeichnet und zwar in derselben Art der Verteilung. Als etwas Besonderes sind sie im Text aber nirgends erwähnt worden. Viel grösser und vor allem rundlicher sehen in den Mayerschen Figuren diejenigen Granula aus, welche Romieu von den feinen als eine Art für sich unterschieden wissen will. Beide Granulabilder, die von A. Mayer und die von Romieu gegebenen, entsprechen einander nicht, weder in der Grösse, noch in der Form, denn die von Romieu gezeichneten Granula sind erstens viel kleiner und sehen ausserdem alle zackig, eckig und etwas länglich aus. Beide Beobachter haben leider in der Figurenerklärung nichts Näheres, nicht einmal die Art der Fixierung angegeben. Im Text gibt es nur eine Generalübersicht über alle überhaupt angewandten Fixierungs- und Färbungsmethoden. Aus

diesem Grunde kann ich die fraglichen Ergebnisse von A. Mayer und Romieu nicht genau weder mit den meinen, noch untereinander kritisch vergleichen. Von den feinen Granulis beider Autoren glaube ich, dass sie mit dem identisch sind, was ich als Mikrosomen bezeichne. Nur ist es sehr auffällig, dass A. Mayer diese feinen Körnchen (siehe seine Fig. 34) auch in dem basalen Kopfteil einzeichnet, der sich dieser ganzen Figur entsprechend nur mit dem amöboiden Hyaloplasmalappen meiner Spermienzeichnungen vergleichen lässt, in dem sie aber nicht vorkommen. Sollte etwa die Mayersche Zeichnungsweise nur konventionell das Protoplasma überhaupt haben darstellen wollen als eine fein granulierte Substanz? Mit einer Silbermethode hat noch Romeis die Spermiengranula untersucht und in „vereinzelten Fällen kleine Granula“ aufgefunden, die „von den Chondriosomen (so nennt Romeis die groben Körner) different sind“. Wenn es erlaubt ist, aus der Methode Rückschlüsse zu ziehen, so dürften diese kurz erwähnten Körnchen mit den Mikrosomen der Spermie identisch sein. Was ich Makrosomen nenne, jene mit der Altmannschen Methodik so deutlich sichtbar zu machenden Granula, ist sicherlich mit den Gebilden identisch, welche A. Mayer im Ringumriss wiedergegeben hat, mag auch die Zahl derselben und die Art ihrer Anordnung auffallend verschieden gegenüber derjenigen in meinen Figuren sein. Dass die Romieuschen eckigen Granula mit den Makrosomen der Spermie identisch sind, davon bin ich keineswegs überzeugt. Ich glaube im Gegenteil, dass sie es nicht sind und nicht einmal Färbungsreste von ihnen bedeuten. Denn sie zeigen auf den Figuren 60—63 der Romieuschen Tafel XVI eine Verteilung, welche in keiner Weise derjenigen der Makrosomen des Spermienkopfes entspricht. Ich verlege diese in die ungefärbten Lücken des von Romieu eingezeichneten punktierten Netzes. Vielleicht sind die von Romieu abgebildeten grösseren Granula dieselben, welche ich gelegentlich in den mit Silber gefärbten Spermien beobachtet habe (Fig. 20b und c) und zwar dann, wenn die Makrosomen völlig ungefärbt geblieben waren. Neue Untersuchungen werden entscheiden können, ob meine Vermutung zutrifft, dass hier eine dritte Art von Plasmosomen der Spermie sichtbar gemacht worden ist. Arnold hat von seinen Plasmosomen angegeben, dass sie aus genuinen Mikrosomen und fädigen Zwischengliedern zusammengesetzt seien. Es

ist nicht ausgeschlossen, dass die Spermie c der Fig. 20 etwas von diesen Dingen zeigt. Denn hier sind gewisse fädige Teile des allgemeinen netzig-fädig erscheinenden Protoplasmas samt den fraglichen Granulis zugleich gefärbt worden. Van Beneden hat von den protoplasmatischen Körnern der Spermie angegeben, dass sie untereinander durch die Fäden eines feinen Gitters verbunden sind, dem sie dadurch zugleich als Knotenpunkte angehören. Diese Angabe ist von L. und R. Zoja sowie von Meves bestritten worden, welcher sogar auch die Reihenstellung der Körner nicht beobachtet haben will. Eine Verbindung der Makrosomen durch fädige Zwischenglieder habe auch ich niemals gesehen, obgleich ich viel danach gesucht habe. Auf das entschiedenste muss ich jene Angabe Van Benedens bestreiten. Etwas anderes ist es dagegen mit den Mikrosomen. Diese liegen, während jene die Maschen des Netzes ausfüllen, in den Knotenpunkten desselben oder wenigstens, wenn sie auch nicht immer gerade die Knotenpunkte einhalten, intrafilar. Was dagegen die Reihenstellung der Plasmosomen, der Makro-, wie der Mikrosomen, anbetrifft, so stimmen meine Beobachtungen vielmehr mit denjenigen Van Benedens überein als mit denen von Meves, welche ausserdem die Mikrosomen der Spermie vollständig ausser Acht gelassen haben.

Dass die Makrosomen des Spermienkopfes radiär zum Kern orientiert sind, ist auf meinen Präparaten sehr oft zu sehen; im einzelnen ist das oft überraschend klar ausgeprägt: gelegentlich kann es nur angedeutet sein, was aber immer noch für eine Zentrierung im obigen Sinne spricht. Die Seitenansichten sind mitunter weniger günstig, ebenso wie die schiefen; am besten hierfür ist die von der Kopfbasis her gesehene. Ein geringer und die Zentrierung etwas störender Faktor ist vielleicht die amöboide Bewegung. Die Makrosomen des Spermienschwanzes finde ich weniger regelmäßig zu Längs- und Querseiten orientiert. Aber auch hier habe ich solche Spermien gefunden, bei denen dies Phänomen und besonders die Längsreihung im Sinne Van Benedens ganz eindeutig zu sehen war. Auch die Mikrosomen finde ich nicht regellos durcheinander der plasmatischen Grundsubstanz eingefügt. Dass sie im Kopf vorherrschende radiäre Richtungen einhalten, hat zum mindesten ihre Ursache in den gleichen der Makrosomen. Denn diese bedingt zunächst die

Maschung der Grundsubstanz. Aber es fragt sich doch, ob die Makrosomenreihung nicht wieder ihre tiefere Ursache in einer Zentrierung der Grundsubstanz besitzt. Dann wäre beides, die Reihung der Makrosomen und der Mikrosomen auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen. Dass die Grundsubstanzfäden im Spermienkopf und mit ihnen die eingefügten Mikrosomen radiär zur Kerngegend hin verlaufen, zeigt sehr schön die Fig. 20b. Auch im Schwanz ist hier eine Längsreihung, mehr wie eine Querreihung, im Sinne Van Benedens ausgeprägt. L. und R. Zoja haben gemeint, dass Van Beneden gar nicht die gröberen Granula der Spermie gesehen und abgebildet habe, sondern die zwischengelagerte Grundsubstanz. Das ist ein Vorwurf, den auch Carnoy erhoben hat.

Gewiss, es ist richtig, dass infolge der unmittelbaren optischen Beziehung dicht gelagerter Granula zu einer schwächer lichtbrechenden Grundmasse zwei Bilder entstehen, die sich wie ein Positiv zum Negativ verhalten müssen. Den Zwischenwinkeln der Makrosomen würden, wenn man diese Granula ungefärbt und bei tieferer Einstellung betrachtet, die Stellen des positiven Bildes entsprechen, welche als dickere Knotenpunkte einer feinen fädignetzigen Masse erscheinen, einer Masse, die aber wiederum in Wirklichkeit mehr eine vakuolisierte oder schaumige Substanz bedeuten müsste. Dass dies die Struktur der Grundsubstanz des Spermienkopfes ist und nicht eine fädige, wie Van Beneden meint, davon habe ich mich an Kresylviolettpräparaten von den kopulierenden Spermien mit aller Sicherheit überzeugt (Fig. 17 und 18). Und ich habe andererseits, ebensowenig wie L. und R. Zoja und auch Meves, keine fädigen Zwischenglieder der Makrosomen gesehen, welche mit ihnen zusammen eine Perlenschnur bilden würden. Das einzige, was ich gelegentlich gesehen, ist, dass die Makrosomen oval sein können und nun, wenn sie mit ihren Enden dicht zusammenstossen, den ungefähren Anblick eines solchen Gebildes erwecken können. Trotzdem meine ich ebenso wie Meves, dass Van Beneden ein zu guter Beobachter war, um jene beiden optischen Bilder verwechselt zu haben. Aber Van Beneden war andererseits ein starker Schematiker, so dass ich eher annehmen möchte, dass hier in diesem Fall sein Protoplasmaschema mit der Beobachtungsgabe durchgegangen ist.

An der Ascarisspermie hat Scheben ein „Spitzenstück“ entdeckt, welches sich aus einer die Schwanzspitze bedeckenden Platte und einem aus ihm abgehenden Stift mit Endknopf zusammensetzt. Ein derartiges Spitzenstück, wie es Scheben in der Fig. 21 seiner Tafel XX abgebildet hat, ist mir niemals zu Gesicht gekommen. Vielleicht entspricht seiner „Basalplatte“ das Gebilde, das ich oben als Spitzenscheibe beschrieben habe. Immerhin sind die Unterschiede beträchtlich, denn die Spitzenscheibe ist sehr dünn und leicht zu übersehen, schwach färbbar und zeigt feine Körnchen einer homogenen Masse eingefügt. Die Schebensche „Basalplatte“ ist dagegen dick und fast so lebhaft färbbar mit Eisenhämatoxylin wie das Chromatin. A. Mayer hat das Schebensche Spitzenstück und die von Tretjakoff beschriebenen chromatischen Nebenkörper der Spermatiden als identische Gebilde bezeichnet. Alles dies muss ich unerörtert lassen, weil es mich zu sehr in die Entwicklung der Ascarisspermie hineinführen würde.

A. Mayer hat neuerdings die Van Benedensche Ansicht angefochten, dass die Spermien erst im Uterus, in welchen sie noch mehr oder weniger unvollkommen entwickelt hineingelangen, ihre Schlussreifung beenden, so dass sie je nach dem Grad dieser Reifung kugelförmig, birnförmig, glockenförmig oder endlich, wenn sie am höchsten entwickelt sind, kegelförmig erscheinen. Dieser Theorie von der intrauterinen Schlussentwicklung der Spermien hat A. Mayer seine Beobachtung entgegengestellt, welche ihm schon im Ductus ejaculatorius des Männchens Spermien mit „fertig ausgebildetem Glanzkörper“ zeigte. Danach wäre die Van Benedensche Typenreihe nicht als eine letzte Entwicklung der Spermien, sondern nur als der allmähliche Zerfall der Spermie im Saft des Uterus zu deuten. Dieser Auffassung von A. Mayer hat sich Romieu angeschlossen; er nennt sie die Theorie von der intratesticulären Entwicklung der Spermien.

Dass die Van Benedensche Theorie so lange geherrscht habe, hat nach A. Mayer seinen Grund darin, dass man „nur relativ selten Männchen mit völlig ausgereiften Spermatozoen“ antreffe. Es komme hinzu, dass man in den oberen Uterusabschnitten und besonders im Receptaculum seminis zahlreiche Spermien ohne Glanzkörper finde, welche den Uterusepithelien aufsitzen und dadurch die Vorstellung erwecken, dass sie „sich ernährende Spermatiden“ wären. Wie selten es ist, dass man

Männchen mit „fast vollständig“ reifen Spermien findet, hat Romieu festgestellt. Nur im Verhältnis 1:30 ist dies der Fall. Diese Seltenheit hat Romieu deshalb zu der Annahme geführt, welche A. Mayer schon überlegt, aber abgelehnt hat, dass dies seine Ursache in einer auch sonst bei unter ähnlichen Bedingungen lebenden Parasiten anzutreffenden „periodischen sexuellen Aktivität“ der Männchen habe. Es komme hinzu, dass wahrscheinlich die letzte Phase der Spermienausbildung sehr rasch verlaufe, was auch Mayer schliesslich angenommen, ja vielleicht nur ein einziges Mal im Jahr sich abspiele, und dass sich dann unmittelbar der Akt der Begattung anschliesse. Dies alles sei der Grund, warum man so selten Männchen mit reifen Spermien finde.

A. Mayer hat nun eine Reihe von Beobachtungen gewonnen, welche die „Resorption des Glanzkörpers bis zu seinem völligen Schwund“ illustrieren können, Befunde, welche auch mehr oder weniger im einzelnen von Romeis bestätigt worden sind. Dass es degenerierende Spermien im Uterussaft gibt und geben muss, da ja nur ein Bruchteil die Eier befruchtet, ist ausser Zweifel. Aber es bleibt festzustellen trotz dieser Befunde, ob wirklich auch im feinsten Detail die Degenerationsformen, z. B. die des Glanzkörpers, völlig mit denen übereinstimmen, welche die Entwicklungsstadien desselben bedeuten. Die von Romeis in seinen Figuren 20—26 abgebildeten Degenerationsformen der Spermien gleichen ihnen nicht, ebensowenig wie die von A. Mayer in den Spermien 32—38 seiner Tafel 15 illustrierten Einzelheiten. Es bedarf neuer Untersuchungen, um in dieser bunten Mischung von nicht degenerierenden und vielleicht doch im Van Benedenschen Sinne sich im Saft der Poche seminale weiter entwickelnden Spermien und den wirklich zerfallenden beide völlig sicher voneinander zu trennen und damit dieses Detail in dem ganzen Streit der beiden Theorien aufzuklären.

Nach A. Mayer und auch nach Romeis stehen die kugelförmigen Spermien am Ende der Degenerationsreihe, nach Van Beneden dagegen erst am Anfang der intrauterinen Schlussentwicklung. Oben habe ich gezeigt, dass diese fraglichen Spermien keine Artefacte sind, welche etwa durch Abbrechen des den Glanzkörper tragenden Schwanzstückes entstanden sind, was auch Romeis „oft“ geschehen lässt. Aber sind sie, wie Romeis hinzugefügt hat, durch Degeneration entstanden? Wenn das der

Fall wäre, so müsste jene lebendige Eigenschaft, sich amöboid zu bewegen, welche sich, wie oben gezeigt, an den glockenförmigen Spermien nachweisen lässt, zu allerletzt und trotz der so weit gediehenen inneren und auch äusseren Degenerationsprozesse erhalten geblieben sein. Ist das wahrscheinlich? Auch die birnförmigen Spermien, welche nach der Mayerschen Theorie schon ziemlich weit zerfallen sind, sind genau so amöboid wie die konischen. Das spricht nicht für die Wahrscheinlichkeit der Mayerschen Theorie. Es kommt hinzu, um noch etwas Morphologisches diesem biologischen Einwand anzuhängen, dass die nach Romeis so früh schon sich bemerkbar machenden ersten Degenerationserscheinungen an den Chondriosomen, an diesen amöboiden Exemplaren jener beiden Spermientypen nicht zu konstatieren sind.

Zu diesen Einwänden gegen die Richtigkeit der Mayerschen Meinung kommt folgendes weitere hinzu. Von seinen vier Spermientypen hat Van Beneden angegeben, dass mit Ausnahme des ersten, des kugelförmigen, sonst alle übrigen Spermien befruchtende Eigenschaften besitzen. Hiergegen hat Scheben eingewandt, dass „eine Befruchtung durch ein Spermatozoon ohne Glanzkörper nie" von ihm beobachtet worden sei. Wieviel Würmer Scheben daraufhin untersucht hat, findet sich nicht angegeben. Meine eigenen und sehr ausgedehnten Beobachtungen stimmen dagegen ganz mit denen von Van Beneden überein. Alle Spermienformen mit Ausnahme derjenigen vom kugelförmigen Typus habe ich in das Ei eindringen und seine Befruchtung herbeiführen sehen. Ist es wahrscheinlich, frage ich wiederum, dass soweit degenerierte Spermien, wie es nach der Mayerschen Theorie die birnförmigen Spermien sein sollen, trotzdem noch eine solche Funktion besitzen und ausüben können?

Noch ein weiterer Umstand kommt für die Beurteilung der Streitfrage in Betracht. Es ist auffällig, dass man, wie Van Beneden angegeben hat, im Receptaculum seminis alle vier Typen der Spermien findet, in dem übrigen Abschnitt des Uterus dagegen nur konische Formen, und dass ausserdem bei gewissen Weibchen im Receptaculum die konischen Spermien überwiegen, bei anderen und abweichend von diesem Mengenverhältnis die glocken- und birnförmigen. Diesen allgemeinen Angaben kann ich nur zustimmen. Folgende genauere Anhaltspunkte vertiefen

sie, welche die ungefähre Zahl und Verteilungsweise der kopulierenden Spermien in der ganzen Länge des der Penetration der Spermien dienenden Uterusabschnittes ergeben. Beim Wurm 6 einer in Zenkerscher Flüssigkeit fixierten Reihe finde ich im obersten Teil des Receptaculum keine einzige Spermie mit Glanzkörper in seinem gesamten Querschnitt. Hier sind alle kopulierenden Spermien birnförmig, aber ohne Glanzkörper; ein wenig weiter abwärts finden sich unter ihnen schon solche mit schwachem Glanzkörper. Beim Wurm α einer mit Chromosmium fixierten Reihe sind dagegen bereits im obersten Abschnitt des Receptaculum birnförmige Spermien mit schwachem Glanzkörper (eine Zwischenstufe zwischen Fig. 13 und 17), freilich gering an Zahl, den anderen beigegeben. Beim Wurm β derselben Reihe finden sich schon vereinzelte Spermien mit starkem Glanzkörper darunter; sonst überwiegen die birnförmigen Spermien mit schwachem Glanzkörper; $^1/_2$ cm weiter abwärts sind solche von der Form der Fig. 3a häufiger geworden. Und endlich noch 1 cm tiefer werden die Eier vorwiegend von Spermien befruchtet, deren Glanzkörper erheblich stärker geworden ist. Eine fast gleiche Zonierung zeigen die Würmer I und II einer anderen Fixierungsreihe. Beim Wurm 10 ist dagegen abweichend hiervon schon im obersten Teil des Receptaculum eine buntere Mischung der drei Spermientypen ausgeprägt; immerhin überwiegen die Spermien ohne Glanzkörper. Der Wurm 37 zeigt sogar hier schon zahlreichere Spermien mit starkem Glanzkörper, was beim Wurm Ka einer weiteren Reihe noch mehr der Fall ist.

Hieraus ergibt sich, wenn man nicht wieder die widersinnige Annahme von der Kopulationsfähigkeit zerfallender oder degenerierender Spermien machen will, dass die intrauterine Schlussreifung der Spermien im Sinne der Van Benedenschen Theorie zum mindesten ungleich schnell verläuft. Wenn das aber der Fall ist, so muss auch mit der Wahrscheinlichkeit gerechnet werden, dass gelegentlich der Beginn dieses ganzen Abschnittes ungewöhnlich früh angesetzt ist und sogar schon im männlichen Wurm und vor der Begattung bereits sich abspielt. Mayer hatte gefunden, dass nur selten ein Ascarismännchen mit gut ausgereiften konischen Spermien sich finden lässt. Und Romieu hatte dann diese Seltenheit auf 1:30 bestimmt. Im Zusammenhang mit allen den Daten, die ich soeben diskutiert habe, muss

also dieser Mayersche Befund mit grösserem Recht als ein indirekter Hinweis auf die Richtigkeit der Van Benedenschen Theorie ausgesprochen werden. Als ein Faktum, das ihre Gültigkeit unwiderbringlich vernichtet hätte, kann er keineswegs so ohne weiteres hingestellt werden, wie es geschehen ist.

5. Kopulation der Geschlechtszellen.

An einer ganz bestimmten Stelle des einen Eipoles soll immer nach den Untersuchungen Van Benedens die Spermie in das Ei eindringen. Hier ist die Eimembran unterbrochen (Mikropyle), die sonst das Eindringen verhindert, und hier erhebt sich auf dem Eidotter nackt ein Pfropfen hyalinen Protoplasmas, der bouchon d'imprégnation, welcher die Spermie empfängt und aufnimmt. Von Boveri (9) und Zacharias (19) ist dies bestritten worden, während Fauré-Fremiet (17) obgleich er sonst weder die Polscheibe noch eine Mikropyle hat beobachten können, unentschieden die Möglichkeit jener Art des Eindringens bestehen lässt. Zacharias und Boveri haben ebenfalls beide Gebilde nicht auffinden können. Dementsprechend lässt Boveri die Spermie an jeder beliebigen Stelle in den Dotter eindringen. Hinzugefügt hat Zacharias, anknüpfend an die Art der Kopulation bei gewissen Fadenpilzen, dass die Ascarisspermie die Eigenschaft besitzen müsse, die Dotterhaut aufzulösen. Nun, gezeigt worden ist ein derartiger Vorgang bisher nicht. Die Frage, wie die Spermie in das Ascarisei eindringt, ist also bis heute völlig offen. Sie ist aber leicht zu lösen, wenn man das als Receptaculum seminis bezeichnete Anfangsstück des Uterus der ganzen Länge nach auf Längsschnitten oder auf einer Serie von Querschnitten genau untersucht und zwar auf Präparaten, welche die amöboiden Zustände der Spermien in naturgetreuer Weise konserviert haben.

Wie die Spermien sich der Eioberfläche nähern und anheften, habe ich im Leben nicht beobachten können. Aber vom Moment ihrer Anheftung an, die offenbar durch den eventuell sehr lang ausgestreckten amöboiden Hyaloplasmalappen herbeigeführt wird, habe ich alle Phasen des Eindringens auf dem geheizten Objekttisch verfolgen können. Das Fixierungsbild solcher Phasen ist auf den Fig. 4—19 zu sehen. Es entspricht durchaus dem, was ich im Leben gesehen und mit ihm verglichen habe.

Nicht unbeweglich steht die Spermie auf der Oberfläche der Eimembran. Sie führt nach beiden Seiten hin- und hergehende Beugebewegungen aus, als ob zwischen dem lang ausgestreckten Hyaloplasmafortsatz und dem grob granulierten Kopfteil die Beweglichkeit eines Gelenkes eingeschaltet wäre. Nach den Skizzen, die ich von diesem überraschenden und merkwürdigen Vorgang einer Verbeugung gemacht habe, kann dieses seitliche Niederklappen bis zu 90^0 von der anfänglichen Radiärstellung betragen. Oft beträgt es nur die Hälfte davon. Die Fig. 31 zeigt eine derartige Phase. Stellt man sich dieselbe auch nach der entgegengesetzten Seite hin fortgeführt vor, so würde das die ganze Beugebewegung veranschaulichen, die ich wiederholt im Leben gesehen habe. Dabei wird der nicht amöboide Spermienteil entweder gerade gehalten, so wie es die Fig. 31 anzeigt, oder es wird der ganze aus Kopf und Schwanz wiederum zusammengesetzte Leib der Spermie etwas seitlich und dem Ei zu konkav eingekrümmt. Solche Einbiegungen, die auf eine Kontraktilität des Protoplasmas zurückzuführen sind, habe ich an der Grenze von Kopf und Schwanz öfters beobachtet. Andeutungen davon zeigen die Spermien b und m der Fig. 3 an den mit x bezeichneten Stellen. Die Verbeugungen der Spermie finden nicht nur im Anfang statt, sobald sich der Hyaloplasmafortsatz der Eimembran aufgeheftet hat, sondern auch noch später, nachdem schon der amöboide Kopflappen in den Eidotter eingedrungen ist und die Höhe des granulierten Spermienkopfes in gleicher Ebene mit der Eimembran zu liegen gekommen ist.

Ungleich lang ist der Hyaloplasmafortsatz der angehefteten Spermie. Bei der Spermie b der Fig. 3 stellt er den am weitesten ausgestreckten Zustand dar, wie ich ihn auch im Leben beobachtet habe. Ihm folgt eine kurze und etwas ruckartige Bewegung, und nun erscheint die kontrahierte und verbreiterte Form, welche die Fig. 3 an den Spermien k und l gut wiedergibt. Während dieses Vorganges und der vorhin beschriebenen Beugebewegungen werden immer noch geringe seitliche Buckel (s. Fig. 3) ausgestreckt, die amöboid sind und meistens bald wieder eingezogen werden. Die Substanz des ausgestreckten Hyaloplasmafortsatzes ist leicht und fein gekörnt oder auch gelegentlich schon leicht gestreift; sie zeigt langsamere Veränderungen, die schwer zu verfolgen und zu analysieren sind. Auffällig ist, dass bald

deutlichere und etwas glänzende Körnchen in seiner blass durchscheinenden Substanz auftreten und in lebhaften Strömungen fortgeführt werden, welche von der Oberfläche der Eimembran ausgehen und jene Körnchen der Spermie zu emporführen, wo sie an der Grenze des granulierten Kopfes stehen bleiben, um dann in seinem Innern zu verschwinden. Weiter habe ich derbe Streifen auftreten sehen, welche das Fixierungsbild der Fig. 3 sehr getreu festgehalten hat. Die Substanzstreifen, welche beim Beginn ihrer Bildung undeutlich unter dem Makrosomenhaufen zu entstehen scheinen, rücken allmählich dem Ei zu vor, wo sie sich gelegentlich breit der Eimembran aufsetzen. Ob diese Substanzstreifen mit der jetzt zu beschreibenden Auflösung der Eimembran zu tun haben, dafür habe ich keine eindeutigen Anhaltspunkte gewinnen können.

Folgende Phasen charakterisieren die Auflösung der Eimembran. Zunächst erhebt sich (Fig. 4) ein ganz geringer Zipfel der Eimembran, die bis dahin völlig glatt unter der aufgehefteten Spermie hinweggezogen war, in die Hyaloplasmazone des Spermienkopfes hinein. Dann wird dieser Auflösungszipfel weiter hineingezogen (Fig. 5) und an seinem Ende kugelig aufgetrieben; zugleich verdünnt sich die Membran des Zipfels, die im Anfang noch gleichmässig dick, aber schon etwas weniger stark wie die Eimembran selbst (Fig. 4) erscheint. Weiter bilden sich kleine endständige Zipfel aus (Fig. 6), die dann aufgelöst werden. Und nun strömt (Fig. 7 und 8) eine wohl zum grössten Teil aus der aufgelösten Membran des Zipfels selbst herstammende Masse wie eine Wolke in das Hyaloplasma des Spermienkopfes ein. Damit ist die Eimembran von der Spermie aufgelöst worden und zwar zuerst an der Spitze jenes Auflösungszipfels (Fig. 7), der sonst noch wie ein Schornstein emporragt. In der Folge erscheint dann dieser ringsum wie zerfressen; er wird zugleich erweitert, wie Fig. 8 im Fixierungsbild wiedergibt. Die nächsten Stadien endlich sind dann solche, wie sie die Figuren 9—11 illustrieren. Von der Substanz des Schornsteins sind nicht einmal mehr irgendwelche Reste nachzuweisen. Glatt verläuft wieder wie im Anfang des ganzen Auflösungsprozesses die Eimembran, die aber jetzt eine Öffnung erhalten hat, über welcher die Spermie breit aufsitzt.

Die anfangs enge Öffnung, wie sie Fig. 3 m und 9 zeigen, wird dann bald mehr oder weniger ausgiebig erweitert (Fig. 10),

wobei zugleich während dieses Vorganges eine auffallende Veränderung im Hyaloplasmalappen des Spermienkopfes und zwar an der Grenze zum Makrosomenlager sichtbar wird. Es ist hier eine bis zu dieser Zeit nicht sichtbar gewesene eigenartige Substanz angehäuft worden, die im ersten Moment etwas einseitig (Fig. 9), bald jedoch (Fig. 10) in der ganzen Breite jener Grenze zu liegen kommt. Mit Kresylviolett lässt sie sich elektiv rotviolett färben, während Kern und Glanzkörper in tief blauvioletter Farbe erscheinen. Sonst ist keine weitere Veränderung in dem Verhalten der Spermie nachweisbar. Sie führt immer noch zu dieser Zeit ihre Seitenbewegungen aus, die vielleicht nur etwas langsamer vor sich gehen. Dagegen ist der Hyaloplasmafortsatz verkürzt und damit die ganze Spermie bereits dem Dotter genähert.

Woher diese neue färbbare Substanz des Spermioplasmas stammt, ist schwer zu entscheiden. Sie ist um so auffälliger, als sich sonst und in der ganzen Zeit vor diesem Moment das Protoplasma der Spermie kaum oder überhaupt nicht intensiv färben lässt. Ist sie rein spermiogen oder wenigstens zum Teil ein Produkt seines Protoplasmas? Sichtbar wird sie, sobald die Eimembran lochartig aufgelöst ist. Und es ist merkwürdig hierbei, dass sie immer über dieser Stelle der Öffnung erscheint. Sitzt der Hyaloplasmafuss der Spermie einseitig schief über dieser Öffnung, so ist auch diese färbbare Substanz einseitig über dieser Öffnung angehäuft (Fig. 9). Ist die Öffnung weiter geworden (Fig. 10), so ist auch die fragliche Substanz an der Grenze des eigentlichen Spermienkopfes weiter ausgebreitet und zwar in einer ihr durchaus entsprechenden Weise. Das deutet darauf hin, dass unter dem Einfluss des Dotters und doch wohl infolge von Diffusionsvorgängen zwischen ihm und dem Spermioplasma neue Verbindungen entstehen, welche zu dem Auftreten dieser eigenartigen Substanz führen, die aber als solche von der heutigen histologischen Methodik noch nicht weiter analysiert werden kann. Ich meine, dass die fragliche Substanz weder von der Grundsubstanz der Spermie noch von ihren Plasmosomen allein gebildet wird, dass sie also nicht rein spermiogen ist, sondern zugleich einen ovogenen Anteil besitzt, einen Anteil, der im Verlauf der weiteren Vorgänge beim Eindringen der Spermie in die Tiefe des Dotters immer auffälliger wird und zu einer

totalen Umfärbung der Spermiengrundsubstanz führt (Fig. 12, 17—19, 21—23). Diese weiteren Vorgänge sind es ganz besonders, welche einen richtigen Wegweiser für die Deutung dieser neuen und vom Beginn des Eindringens der Spermie in das Ei auffälligen färberischen Besonderheiten hinzustellen vermögen und dadurch immer jede Meinung unwahrscheinlich machen müssen, welche alles als eine ausschliessliche Leistung des Spermioplasmas auffasst. Denn es erfolgt diese Umfärbung, welche als eine jetzt näher zu beschreibende Ausbreitung der neuen färbbaren Substanz innerhalb der Spermie erscheint, in vollkommener Übereinstimmung mit dem Grad des Eindringens der Spermie in den Dotter.

Die Fig. 11—13 illustrieren den Beginn dieses Vorganges. Er wird, wie ich an der lebenden Spermie beobachtet habe, mit einer plötzlichen und schnellen, wie ein Ruck erscheinenden Bewegung eingeleitet, welche hauptsächlich auf der Verkürzung des Hyaloplasmafusses beruht. Das kommt auch auf den Fixierungsbildern zum Ausdruck, wenn man die Fig. 9 mit der Fig. 13 vergleicht, die aber noch nicht das Maximum der Kontraktion darstellt, welches die Fig. 15 enthält. Die Kontraktionsrichtung erfolgt rein radiär zur Eioberfläche, also in der Längsachse der Spermie, wobei sofort wieder Seitenbewegungen sich einstellen können, welche in den Fig. 11, 13 und 14 mit konserviert worden sind. Die letzten habe ich bei Spermien in vivo gesehen, welche noch etwas tiefer unter das Niveau der Eimembran eingedrungen waren, so dass schon die Ebene des Makrosomenmantels mit der der Eimembran übereinstimmte, auf einem Stadium, welches die Fig. 15 wiedergibt. Später habe ich keine Seitenbewegungen mehr feststellen können. Die Verkürzung der Spermie scheint einen Einfluss auf die unter den Makrosomen des Kopfes angehäufte färbbare Substanz zu haben. Ich habe wiederholt in diesem Stadium des ungefähr zur Hälfte verkürzten Hyaloplasmafusses gefunden, dass jene Masse in viele Zipfel gespalten dem Dotter zu verschoben ist (Fig. 11), welche gelegentlich bis zur Öffnung in der Eimembran reichen können. Würde man die Fig. 9 und 10 nicht kennen, so könnte man meinen, es wäre die Fig. 11 das erste Stadium, welches eine vom Dotter her in die Spermie einströmende und sich dort anhäufende Substanz anzeigt. Die Zeiten, die vom Beginn der Verkürzung bis zum Eindringen

in den Dotter liegen und dem Abstand der Fig. 9 und 15 ungefähr entsprechen, betragen nach meinen Notizen im Durchschnitt $1^1/_2$ Minute. Wie das unmittelbare Vordringen der Spermie im Eidotter selbst erfolgt, ist schwer zu entscheiden. Niemals habe ich beobachtet, dass wiederum so wie ausserhalb des Eies ein Hyaloplasmafortsatz mehr oder weniger lang ausgestreckt wird. Ist einmal der Kopf der Spermie durch die dünne Eirinde hindurchgedrungen, wie es die Fig. 17 zum Unterschied von der Fig. 13 anzeigt, so breitet er sich aus, als ob der Widerstand einer zäheren Masse sich ihm entgegenstellte. An seinem Umfang ist jetzt jener Hyaloplasmafuss zu einem schmalen Saum geworden (Fig. 17, 18, 19), der nur hier und da einzelne verdickte Buckel und kürzere Ausläufer besitzt, welche den amöboiden Fortsätzen im allgemeinen nicht unähnlich sind. Fast immer ist so der Kopf der im Dotter vordringenden Spermie mehr oder weniger unruhig begrenzt. Dass sich seine Buckel jedoch wirklich bewegen und verkürzen oder verlängern, habe ich niemals konstatieren können. Ich halte es nicht für sicher, dass sich die Spermie so wie ausserhalb auch innerhalb des Dotters mit Hilfe von amöboiden Hyaloplasmen fortbewegt. Später werden oft, sobald die Spermie zum grössten Teil (Fig. 19—21) oder vollständig (Fig. 22) im Dotter eingeschlossen liegt, längere Fortsätze ausgetrieben. Sie sind anfangs plump (Fig. 19) und werden ausschliesslich vom Seitenumfang des Spermienkopfes abgezweigt. Dann werden sie feiner und zeigen endständige Anschwellungen (Fig. 21), die abgestossen werden können, um dicht unter der Eimembran an der Oberfläche des Dotters liegen zu bleiben. Solche Auswüchse finden sich, sobald die ganze Spermie innerhalb des Dotters liegt, dann auch am Schwanzstück (Fig. 22) vor.

Folgende Einzelheiten charakterisieren das zunehmende Eindringen der Spermie in den Dotter. In erster Linie steht die so auffällige Umfärbung der Grundsubstanz des Spermioplasmas und seiner Mikrosomen, die in genau bestimmter Weise und zwar von dem basalen Hyaloplasmasaum des Kopfes her in aufsteigender Richtung (Fig. 13, 17—19) vorschreitet. Die Makrosomen bleiben dabei völlig ungefärbt. Es ist die grob vakuolisierte Grundsubstanz, welche sich samt ihren Mikrosomen ausschliesslich zu jener leicht färbbaren Masse umändert. Die Mikrosomen sind intensiver färbbar und erscheinen wie die dunklen

Knotenpunkte eines feinen und blassen Netzwerkes. Nicht ganz gleichzeitig erfolgt die Veränderung der Substanz beider Plasmateile. Zunächst wird die Substanz der Mikrosomen ergriffen, so dass diese an der Grenze zwischen der veränderten und der noch nicht veränderten ungefärbten Spermienzone allein als netzig verteilte Körnchen (Fig. 17 und 18) hervortreten. Dann folgt die allgemeine Grund- oder Zwischensubstanz nach, in welcher aber immer noch trotz der Zunahme der Färbungsintensität die Mikrosomen als dunklere Gebilde sich abheben. Auf Präparaten, welche die Makrosomen der Spermie darstellen (Fig. 14—16), ist öfters eine charakteristische Umstellung der Makrosomenreihen zu finden. Am Ende der Kontraktion (Fig. 14) konvergieren sie leicht zu der Öffnung in der Eimembran; dann gleicht sich dieses wieder aus, und nun treten divergente Reihen hervor (Fig. 15 und 16), welche der Ausbreitung des Spermienkopfes bei seinem Vordringen in der Masse des Eidotters entsprechen. Im Negativ zeigen dies die Figuren 17 und 18. Zu einem Eindringen von Gebilden des Eidotters in die Spermie kommt es während dieser Zeit nur gelegentlich. In der Fig. 15 z. B. sieht man feine helle Strassen in den basalen Kopfumfang hineinführen, welche vereinzelte schwarze Mikrosomen enthalten, eingedrungene Eigranula. In den meisten Fällen ist der gleiche Umfang des Spermienkopfes von einer zwar unruhigen, aber begrenzten Linie umsäumt. Für die späteren Befruchtungsstadien ist das Eindringen von Dotteranteilen in die Spermie dagegen ein regelmässiger und wichtiger Vorgang. Hierauf wird im nächsten Kapitel zurückzukommen sein. Die Eimembran verhält sich beim Durchschlüpfen der Spermie folgendermaßen. Sie ist vielfach im Anfang des ganzen Prozesses nicht mehr konvex, sondern leicht konkav im Umkreis jener Öffnung eingetrieben (Fig. 3 m und Fig. 9). Das hängt vielleicht mehr mit dem von der vordringenden Spermie her wirkenden Druck zusammen als mit den Diffusionsvorgängen, die sich zwischen Spermie und Eidotter abspielen. Bald wird jedoch der Rand der Öffnung aufgeworfen, zunächst an einem Umfang (Fig. 10, 12 und 14), dann (Fig. 13) gleichmässig und überall (Fig. 15—18). Selbst am Schluss des Durchschlüpfens, wenn schon der ganze Kopf der Spermie und der grösste Teil des Schwanzes hindurch sind (Fig. 18, 19, 21), ist immer noch an jener Öffnungsstelle die Eimembran leicht aufgeworfen. Sie legt sich dabei ziemlich eng

an den jedesmaligen Umfang des gerade passierenden Spermienquerschnittes an, aber nicht so fest, dass sie einschnürend wirkte. Es lässt sich infolgedessen der abstehende Rand der Spermien scharf und genau beim Passieren der Membranöffnung verfolgen. Stets verläuft die Linie der Spermienmembran an dem Umfang jenes Eimembranloches einwärts vorbei (Fig. 15—19, 21). Es kommt niemals zu einer Verklebung oder Verlötung beider Gebilde. Nun schliesst sich, nachdem die Spermie ganz in den Eidotter eingedrungen ist, die Eimembran wieder über der Spitze des Spermienschwanzes, indem ihre aufgeworfenen Ränder wieder zurücksinken und aufeinander zuwachsen. Dabei wird jedoch die Spitzenscheibe, soweit ich bisher immer gesehen habe, abgeworfen (Fig. 22a), so dass sie schliesslich, wenn das Loch in der Eimembran wieder geschlossen worden, hier an der Aussenfläche derselben als eine auffällige und granulierte Masse noch eine Zeitlang liegen bleibt, um dann resorbiert zu werden. Eine eigentümliche Masse zieht sich während aller dieser Vorgänge aus der runden Kuppe des Spermienschwanzes hierhin aus, die nicht mehr nachweisbar ist, sobald das Loch in der Membran des Eies verschlossen worden (Fig. 22a und b). Vielleicht hat sie einen Anteil an dem Prozess der Abschliessung.

In dem Kapitel über die Struktur des reifen Eies habe ich gezeigt, dass die Eimembran von der unmittelbar ihr von innen her anliegenden Eirinde verschieden ist, mögen auch beide Gebilde sehr dicht und miteinander verbunden zusammenliegen. Das ändert sich erst frühestens, sobald die Spermie eine Öffnung in der Eimembran gelöst hat (Fig. 4, 7 und 14) oder etwas später, und so ist es meistens, wenn der Kopf der Spermie in den Dotter selbst eingedrungen ist (Fig. 15, 16, 17, 18). Dabei schreitet die Abhebung, welche im Anfang nur eine minimale ist und auch nur auf schrumpfungsfreien und kontrastreich gefärbten Präparaten sicher beurteilt werden kann, von der Stelle des Spermieneintrittes her fort (Fig. 15), um einen immer grösser werdenden Umfang des Eies zu ergreifen. Die Ursache dieser geringfügigen Abhebung der Membran, die sonst keine Veränderung ihrer Substanz erkennen lässt, tritt histologisch nicht weiter bestimmbar hervor. Es sieht so aus, als ob eine fast klare Flüssigkeit vom Dotter her abgeschieden wäre, die nun den minimalen Zwischenraum erfüllt.

Literatur und Zusammenfassung.

In der Einleitung zu diesem Kapitel habe ich die Kontroverse berührt, ob die Spermie durch eine Mikropyle in das Ascarisei eindringe oder nicht. Meine Beobachtungen sind gegen Van Beneden ausgefallen. Unter sehr vielen Eiern, die ich genau im unteren Eileiter untersuchte, habe ich nie ein einziges Mal etwas derartiges gesehen, was an die Fig. 32 Van Benedens erinnert hätte. Ich muss die Existenz eines bouchon d'imprégnation und einer Mikropyle auf das entschiedenste bestreiten. Ich halte diese Fig. 32 für ein Artefakt, das durch die Abreissung der Spermie an ihrem schon bis an den Dotter vorgedrungenen Hyaloplasmafuss entstanden ist, wobei Dotterteile vorgequollen sind. Sonst stimmen meine Beobachtungen in vielen Punkten mit denen Van Benedens überein. Ich mache dabei darauf aufmerksam, dass seine Figuren 33, 34, 35, 36, 39, 40, 46 mit ihren verschiedenen Eintrittsstadien der Spermien in das Ei schon viel von dem vordringenden Hyaloplasmafuss der Spermie erkennen lassen, von jenem amöboiden Gebilde, welches sonst die Zeichnungen Van Benedens von den freien Ascarisspermien, wie oben gezeigt, fast völlig vermissen lassen. Hervorragen soll der „bouchon d'imprégnation", und oft soll sich sowohl in frischen, wie in Dauerpräparaten ein Stadium finden lassen, welches die Spermien an diesem Fixationshügel befestigt zeigt. Ich kann diese seiner Fig. 32 geltenden Ausführungen Van Benedens nicht anerkennen. Sie sind nicht stichhaltig und sprechen nicht für die Bedeutung des bouchon als einer „éminence de fixation". Dass man die Spermien so oft an dieser Stelle sitzend findet, erklärt sich ganz anders. Es sind die fraglichen Gebilde an diesen Stellen der Eier nicht Eiteile, wie Van Beneden gemeint, sondern die angehefteten und ausgestreckten Hyaloplasmafüsse der Spermien selbst.

An der bestimmten Stelle einer Mikropyle mit ihrem bouchon d'imprégnation dringen die Spermien nicht in das Ascarisei ein. Denn beide Gebilde gibt es nicht. Trotzdem könnten ja die Spermien immer noch an einem besonderen Punkt der Eioberfläche eindringen, der nur anders zu bestimmen wäre. Für eine solche Möglichkeit, die nicht ohne weiteres geleugnet werden kann, habe ich bisher keine Anhaltspunkte gewonnen. Im Gegenteil haben mir Beobachtungen an solchen Weibchen, deren Eier durchweg

noch zur Zeit der Kopulation jenes auffällige Merkmal ihrer Polarität, die Polscheibe Van Benedens, behalten hatten, gezeigt, dass die Spermien an sehr verschiedenen Stellen des Eies sich anheften und eindringen. Dass die Spermien die Mitte der Polscheibe auflösen, habe ich insgesamt nur bei drei Eiern gefunden, obgleich ich die meisten Eier von vier Weibchen durchmustert habe, bei denen jenes Merkmal fast konstant vorhanden war. Wenn die Spermien sonst noch die Polscheibe durchbohrten, geschah dies an einer dünneren Stelle ihres Randes. Die meisten Spermien durchlöcherten überhaupt nicht im Bereich der Polscheibe die Eimembran, sondern für gewöhnlich mehr daneben (Fig. 15) oder sogar und seltener fast diametral gegenüber (Fig. 6). Schon mehrfach ist in der Literatur behauptet, dass die Ascarisspermie an jeder beliebigen Stelle in das Ei eindringen kann.

Van Beneden lässt bei der Kopulation die beiden Achsen, die der Spermie und die des Eies, an deren einem Ende der bouchon d'imprégnation sich befindet, zusammenfallen. Dass die Kopulation sich in dieser Form abspielt, muss ich bestreiten. Wenigstens bezweifle ich, dass das eine Ende der Eiachse durch jenen bouchon bestimmt ist, da er nicht existiert. Aber es könnte ja trotzdem eine Eiachse existieren. Im Kapitel von der Struktur des Eies habe ich angegeben, dass die der Polscheibe entgegengesetzte Eiseite stärker granuliert ist, was auch bei Eiern noch zutrifft, deren Polscheibe in Rückbildung begriffen oder schon ganz verschwunden ist. Nun fragt sich, ob vielleicht dieses Merkmal irgendwie mit der Eintrittsseite der Spermie theoretisch zu vereinigen ist. Auch hierfür hat sich keine Beobachtungsreihe zusammenbringen lassen. Es dringt die Spermie sowohl in die stärker wie in die schwächer granulierte Hälfte des Eies ein oder auch, wie das die Fig. 20 zeigt, an einer rechtwinklig zu dieser Eiachse stehenden Stelle.

Im Gegensatz zu allen übrigen Beobachtern hat Scheben angegeben, dass die Ascarisspermie nicht mit ihrem Kopf, sondern mit der Schwanzspitze voran, deren „Spitzenstück" ein Perforatorium bedeuten soll, in das Ei eindringt. Hiergegen hat A. Mayer, dessen Untersuchungen ebenfalls aus dem Marburger zoologischen Institut und zwar wenige Jahre später hervorgegangen sind, ausgeführt, dass ihm „für ein derartiges Eindringen niemals einwandfreie Bilder zu Gesicht gekommen" sind. Es bestreitet

Mayer ebenso wie Marcus, dass dem Spitzenstück überhaupt jene Bedeutung zukommen könne. Hiermit stimmen meine Beobachtungen und Schlussfolgerungen überein. Ich habe in keinem einzigen Fall ein derartiges Eindringen gesehen und ebensowenig, dass jemals eine lebende Spermie an der Schwanzspitze einen amöboiden Fortsatz ausgetrieben hat.

Sobald die Spermie eingedrungen, soll nach Van Beneden das Ei von einer „membrane ovospermatique" umgeben sein. Mit ihrem freien Rand soll sich die Spermienmembran, die Van Beneden ja schon am Kopf der Spermie aufhören lässt, wie ein trichterförmiger Deckel auf die mikropylenhafte Öffnung in der Eimembran genau aufstülpen und nun verlöten. Ich bestreite, dass diese Vorstellung überhaupt für den Verschluss der durchbohrten Eimembran angewendet werden darf. Es verlötet an keiner Stelle jene übrigens die ganze Spermie umsäumende Membran mit dem Rand des Eimembranloches, wie das die Figuren 48 und 49 Van Benedens illustrieren. Sie wird vollständig und unverkürzt, wie oben gezeigt (siehe meine Fig. 15—19 und 21), von der eindringenden Spermie in das Innere des Eidotters mit hinein genommen. Es erscheint mir widersinnig, dass der Protoplasmakörper der Spermie aus einem trichterförmigenn Gehäuse bei der Kopulation ausschlüpfen soll. Den Verschluss jener gebohrten Öffnung lasse ich durch Neubildung von Substanz erfolgen.

Sonderbarerweise hat die Beobachtung Van Benedens von der Umfärbung der Spermie bei ihrem Eindringen in den Dotter eine vielfache Ablehnung erfahren. Kultschitzky (22) hat sie z. B. bestritten und dafür angegeben, dass das Protoplasma der Spermie erst „während der Bildung des zweiten Richtungskörperchens allmählich die Fähigkeit erhält, sich durch Karmin und Bismarckbraun zu färben". Neuerdings hat noch L. Scheben jenes Faktum bestritten und sogar von einem Irrtum geredet, der durch eine Verwechselung des Spermioplasmas mit zerfallender Glanzkörpermasse zustande gekommen sei. Ich meine dagegen, dass es in der Tat so aussieht, wie Van Beneden gesagt hat, als ob eine chemische Reaktion die kopulierten Spermien zum Unterschied von den freien ergriffen und ihren Protoplasmakörper von Grund aus geändert hätte. Zwei weitere Merkmale hat Van Beneden hinzugefügt. Erstens sollen die groben Knotenpunkte

der Protoplasmafibrillen viel kleiner werden und das Protoplasma dichter, glänzender und homogener, so dass es oft unmöglich sei, jene sonst so voluminösen und brillanten Granula zu unterscheiden. Und dann soll sich zweitens die Richtung der Protoplasmafäden ändern, so dass die einen nicht mehr radiär, sondern senkrecht zur Fixationsfläche zu stehen kommen und die zweiten des Netzes senkrecht dazu sich ordnen und dadurch ihren früheren konzentrischen Verlauf aufgeben. Selbst bei der Annahme, dass die Makrosomen die Knotenpunkte des von Van Beneden postulierten Netzes seien, was aber nicht richtig ist, habe ich mich nicht von dem regelmässigen Vorkommen des zweiten Phänomens überzeugen können. In der ganzen Zeit, in der die dem Ei angeheftete amöboide Spermie noch ihre Beugebewegungen ausführt, erfolgt keine jener Umordnungen. Ist ihr langer Hyaloplasmafuss verkürzt, so stellt sich wohl gelegentlich eine Umordnung der Makrosomenreihen ein (Fig. 4 und 14), die aber bald wieder verschwindet (Fig. 15—18) und bei weitem nicht so vorherrscht, wie es die vielen Figuren Van Benedens 42, 47, 56, 64, 68, 74, 75 u. a. als die Regel hinstellen. Noch weniger sind meine Beobachtungen mit dem ersten Merkmal einverstanden. Das Volumen der Makrosomen nimmt bei der Kopulation der Spermien nicht ab. Ein Irrtum ist schon deswegen nicht gut möglich, weil die spezifischen Granulamethoden ihre Grösse sehr genau beurteilen lassen. Nur darf nicht ausser acht gelassen werden, dass die Grösse der Makrosomen individuell verschieden ist, ein Faktum, das übrigens Van Beneden nicht entgangen ist. Weiter kann ich nicht zugeben, dass das Protoplasma sich homogenisiert und dass dabei die Unterschiedlichkeit seiner Granula irgendwie beeinträchtigt wird, wie dies die Figuren 45 und 46 Van Benedens angeben. Ich finde im Gegenteil, dass das Protoplasmanetz als solches, aber zusammen mit seinen Mikrosomen, an Schärfe und Bestimmtheit infolge seiner zunehmenden Färbbarkeit gewonnen hat. Nun rechnet Van Beneden die groben Spermiengranula, das, was ich Makrosomen nenne, zum Protoplasmanetz, dessen Knotenpunkte sie repräsentieren sollen, eine Auffassung, welche meine Beobachtungen nicht haben unterstützen können. Da sich nun gezeigt hat, dass die Umfärbung des Spermioplasmas ausschliesslich das Protoplasmanetz und seine Mikrosomen betrifft, nicht die Makrosomen, so muss die Angabe Van Benedens von dem

„changement chimique du corps protoplasmique de spermatozoïde“ durchaus korrigiert werden. Die Veränderung ist nur partiell; die groben Protoplasmagranula, welche doch die Hauptmasse des Spermienkopfes ausmachen, ergreift sie nicht. Sieht man sich genauer die Van Benedenschen Figuren 73—76, 78 und 79 und Fig. 9 auf Tafel XIV an, welche alle die kopulierenden Spermien im Farbton angeben, so zeigt zwar keine derselben die Knotenpunkte gefärbt, aber es sind in der Fig. 78 und 9 überhaupt keine groben Granula oder Knotenpunkte dargestellt, während die Fig. 76 sie völlig unverändert wie vor der Kopulation und nur die Zwischensubstanz gefärbt sein lässt und eine dritte Art von Figuren endlich sie viel feiner und undeutlicher (Fig. 73 und 74) wiedergibt. Das stimmt nicht recht zusammen. Es lassen sich wirklich nicht alle Zweifel unterdrücken (siehe das Kapitel über die Struktur der Spermie), ob Van Beneden in der Tat die Makrosomen der Spermie gesehen hat.

Die Umfärbung des Spermioplasmas bei der Kopulation hat Van Beneden auf eine Veränderung des Spermienkernes bezogen, der weniger stark lichtbrechend und weniger färbbar vom Moment der Fixation der Spermie am bouchon werde. Ein Teil der chromatischen Substanz des Kernes soll in das an und für sich achromophile Protoplasma diffundieren, sich lösen und ihm dadurch diese auffallende Affinität für fast alle Farbstoffe verleihen.

Ich habe keine sicheren Anhaltspunkte für einen so einfachen Vorgang gefunden. Ja, wenn im Umkreis des Kernes oder wenigstens an einem Teil desselben jene Umfärbung einsetzte, so wäre ein direkter Hinweis auf die nukleogene Ursache des fraglichen Prozesses gewonnen. In Wirklichkeit verläuft derselbe ganz anders. Nicht fort vom Spermienkern, sondern vielmehr hin zu ihm, vom Eidotter her schreitet der Prozess vor. Ob er dabei auch den Kern ergreift, kann ich nicht mehr sicher entscheiden. Er soll nach Van Beneden weniger färbbar werden. Einwandfrei ist dies aber noch nicht zu dieser Zeit zu konstatieren. Später, wenn die Spermie ganz und tief in den Dotter eingedrungen, dann ist allerdings die Färbbarkeit des Kernes eine andere geworden. So ist z. B. bei der Altmannfärbung, wie dies schon Meves beschrieben hat, die Differenzierungsgrösse des Kerns sehr verringert; während die Kerne der eingedrungenen Spermien

bald nur noch dunkelgelb gefärbt bleiben, sehen die der freien noch dunkelrot aus. Meves hat gemeint, dies bedeutete eine Übereinstimmung mit den Beobachtungen Van Benedens. Ich kann nicht finden, dass dies richtig geurteilt ist. Denn es handelt sich hier bei dieser Frage um die eben eindringenden, nicht um die schon eingedrungenen Spermien. Vergleicht man auf Präparaten, die mit sehr fein differenzierten Hämatoxylinlösungen behandelt sind, die Kerne der freien Spermien mit solchen vom Stadium der Figuren 9—13, so zeigt sich kein auch noch so minimaler Unterschied in der Färbungsintensität. Erst wenn der Kopf vollständig in den Dotter eingedrungen ist, wird ein solcher bemerkbar. Aber wie viele Ursachen wären zur Erklärung dieses auch nicht völlig regelmässigen Ereignisses vorher auszuschliessen, bevor man wirklich begründen könnte, dass eine späte Diffusion von chromatischer Kernsubstanz überhaupt dabei beteiligt sei. Es genügt schon die Überführung von Spermienkernen in ein Medium von ganz geringer Alkalität, um seine Absorptionseigenschaft für färbende Substanzen zu beeinflussen. Weiter soll nach Van Beneden auch die starke Lichtbrechung des Spermienkernes sehr zurückgehen. Eine auffällige und vor dem Auftreten jener färbbaren Plasmasubstanz einsetzende Abblassung der Kernsubstanz vermag ich nicht zu finden. Dass eine geringe zu sehen ist, will ich nicht ganz bestreiten. Aber diese ist höchstens gleichzeitig und meistens erst vom Stadium meiner Fig. 18 an ausgeprägt. Nun ist aber zu dieser Zeit das Spermioplasma wohl infolge seiner Substanzänderung etwas lichtbrechender geworden. Ist es überraschend, dass der Glanz des Kerns weniger hervortritt, da er nun in einem stärker lichtbrechenden Medium eingeschlossen liegt? Auch diese zweite optische Eigenschaft ist also am Kern der kopulierenden Spermie kein eindeutiger Hinweis auf die nukleogene Ursache jener Umänderung des Spermioplasmas. Neue mikrochemische Untersuchungen werden zeigen müssen, welche Vorgänge den so auffallenden Farbumschlag des Spermioplasmas hervorgerufen haben. Wichtig sind dieselben. Denn sie stellen sich am Beginn des Eindringens der Spermie in den Eidotter mit absoluter Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit ein und eröffnen zugleich eine Periode, welche die unmittelbaren Einwirkungen der befruchtenden Spermie auf das Ei, zum mindesten auf das Protoplasma des Eies enthält. Sicherlich geht in ihr eine Summe

von komplizierten chemischen Prozessen vor sich. Nach Loeb (20) soll sogar der Chemismus alles bei der Befruchtung sein. Es soll nach ihm die Spermie gewisse Substanzen in das Ei transportieren, die so wie die Buttersäure in seinen Experimenten die Bildung der Befruchtungsmembran verursachen oder wie im zweiten Fall die hypertonischen Lösungen wirken und dadurch erst die „volle Entwicklung des Eies“ ermöglichen. Andererseits hat A. Fischer (21) gezeigt, dass im Gegensatz zu Beizfärbungen das Färbungsvermögen gewisser Substanzen durch Imprägnation umgestimmt und vernichtet werden kann. So wird z. B. die granulär gefällte Platinalbumose durch Tanninimprägnation ganz unfärbbar gemacht, um wieder färbbar zu werden, sobald das Tannin extrahiert ist. Jene zukünftigen mikrochemischen Untersuchungen, die mir vorschweben, werden dementsprechend ausser anderen Möglichkeiten zu entscheiden haben, ob eine mehr ovogene Ursache usw. das Plasma der befruchtenden Spermie umgeändert hat oder ob nicht etwa im umgekehrten Sinne eine Substanz aus dem Spermienkörper in den Dotter des Eies diffundiert ist, welche bis zu dieser Zeit das Spermioplasma so auffallend schwer färbbar gehalten hat, eine Substanz also, welche für die färberische Darstellung des Spermienkörpers eine bremsende wäre, für die Entwicklungserregung dagegen eine sehr bedeutungsvolle im Loebschen Sinne sein könnte.

6. Befruchtung.

Wenn alle Vorgänge der eigentlichen Befruchtung aus einer Reihe von Wechselwirkungen zwischen den beiden Geschlechtszellen sich zusammensetzen, die schliesslich zur Teilung des befruchteten Eies in die beiden ersten Embryonalzellen führen, so wäre die Umfärbung der Spermie, vorausgesetzt, dass ihre Deutung soeben das Richtige getroffen hat, das erste histologische Zeichen für den Beginn dieses Abschnittes der Entwicklung. Sehr früh wäre demnach von der Natur der Beginn der eigentlichen Befruchtungsperiode angesetzt und schon in den Prozess der Kopulation verlegt worden.

Nachdem die Öffnung der Eimembran sich geschlossen, dringt die Spermie allmählich bis zum Zentrum des Eies vor, wobei ihre Gestalt kürzer und voller wird (Fig. 26, 27, 29). Radiär ist ihre Zentrierungsbahn nicht gerichtet; sie ist eine Kurve, in welcher

die Spermie selbst noch Drehungen um ihre Längsachse vollführt, die nur in den einzelnen Eiern auch desselben Wurmes verschieden ausfallen. Denn bald führt die Spermie mit dem breiten Kopfteil (Fig. 27), bald mit der Spitze ihres Schwanzes voran (Fig. 29), und dies trifft etwas seltener zu, die letzte Einstellungsbewegung in der Mitte des Eidotters aus. Im ersten Anfangsstück dieser ganzen Bahn ist die Kontur des Kopfes noch unruhig. Sie zeigt geringe Ausbuckelungen (Fig. 17—19), welche vielleicht noch amöboide sein können, oder, was ganz selten ist, gelegentlich bis zur Eioberfläche zurückführende fädige Fortsätze, die, wie schon oben gezeigt (Fig. 22a und b), bald ihre Enden abstossen und dann überhaupt sich auflösen und im Dotter verschwinden. In der folgenden Strecke erscheint jedoch der Spermienkopf im allgemeinen durchweg rundlich oder oval oder auch an einer Ecke leicht zugespitzt, jedenfalls nicht mehr mit solchen auffallenden Verlängerungen seines Protoplasmas versehen. Vollkommen glatt bleibt aber die Randlinie des Kopfes nicht bei dem weiteren Vordringen. Früher oder später verdünnt sich die Wand der oberflächlichen Protoplasmavakuolen, welche jene Makrosomen enthalten; sie reisst ein, so dass nun die Substanz des Eidotters unmittelbar jene groben Spermiengranula wenigstens an ihrem äusseren Umfang berührt. Gelegentlich ist dieser Vorgang schon bei solchen Spermien angedeutet zu sehen, welche (Fig. 21) noch nicht völlig in den Dotter eingedrungen sind. Meistens beginnt derselbe jedoch erst nach dem Verschluss des Penetrationsloches. An dem Spermienkopf der Fig. 21 sind bereits drei solcher randständigen Vakuolen eben ein wenig geöffnet worden. Nun nimmt der gleiche Vorgang an Intensität zu. Ist die Spermie völlig im Dotter suspendiert und etwa bis zur Hälfte ihres Weges ungefähr oder auch weiter vorgedrungen, so ist oft nicht nur fast die ganze Vakuolenreihe am Rand des Kopfes verschieden tief geöffnet, sondern es sind auch schon vereinzelte Vakuolen am Schwanzteil freigelegt worden (Fig. 23). Zackig sieht jetzt der vorhin glatte Rand der Spermie aus. Die Fig. 23 ist ein frühes Beispiel der Vakuolenöffnung. Meistens setzt dieselbe erst ein, und so ist das z. B. bei dem Wurm Ka der Fall, wenn die Spermie im Zentrum des Eies sich einzustellen anfängt. Auf Altmannpräparaten oder auf solchen meiner Doppelfärbung ist dieser ganze Prozess, den ich als eine Auflockerung und Zerklüftung

der Spermiengrundsubstanz unter dem Einfluss des Eidotters auffasse, nicht völlig klar zu beurteilen. Er ist leicht zu übersehen, zumal die Makrosomen meistens ihre Lage in den mehr oder weniger weit geöffneten Vakuolen beibehalten. Erst die Färbung mit Kresylviolett oder ähnlichen Farbstoffen lässt alle Einzelheiten dieses Vorganges offenbar werden, gleichviel ob die Eier mit dem Altmannschen Chromosmiumgemisch oder der Zenkerschen Flüssigkeit, die noch etwas kontrastreichere Bilder liefert, konserviert worden sind. Gelegentlich und sehr selten gehen einzelne Makrosomen der Spermie innerhalb der Zentrierungsbahn verloren. Sie werden im Dotter zurückbehalten. Als Wegspuren dürften jedoch solche gelegentlich verloren gegangene Einzelgranula nicht aufgefasst werden. Wegweiser, welche die Bahn der Spermie im Dotter eines hierfür günstigen Eies nachweisen liessen, können sie schon deswegen nicht sein, weil sehr bald, wie sich später zeigen wird, im Eidotter eine Menge von Strömungen auftreten, die fortwährend ihre Richtung ändern und dabei sogar Dotterteile fortbewegen und verschieben.

Zwei weitere Veränderungen erleidet die Spermie, während sie ihre Zentrierungsbahn zurücklegt; beide sind zum Unterschied von der in der Zeit so variablen Vakuolenöffnung fast konstant. Die eine ist die Abrundung des Glanzkörpers, die zweite das Eindringen von Eiprotoplasma in die Grundsubstanz der Spermie. Das letztere ist ein Vorgang von grosser Bedeutung, zum wenigsten für die Analyse aller der feinen Beziehungen, die sich von nun an zwischen dem Spermioplasma und dem Ooplasma abspielen.

Die Abrundung des Glanzkörpers ist leicht zu konstatieren. Derartig konische und zugespitzte Gebilde, wie sie die Fig. 3 und 9—13 usw. zeigen, finden sich bei den eingedrungenen Spermien schliesslich nicht mehr. Die instruktivsten Abrundungsbilder liefern dabei die Spermien mit langem, stäbchenförmigem Glanzkörper, der zunächst zu einem entsprechend kürzeren Kegel und dann zu einer kleinen runden Kugel wird. Schwieriger ist die Frage, ob das Volumen des Glanzkörpers sich ändert. Denn es ist ja der Glanzkörper der verschiedenen Spermientypen ein so verschieden grosses Gebilde. Dass er kleiner wird und schliesslich sogar völlig gelöst wird, aber erst in relativ später Zeit, nachdem schon viele Stadien des Befruchtungsprozesses durch-

laufen sind, soll eine spätere Betrachtung beleuchten. Aber es fragt sich, ob der Glanzkörper nicht zunächst aufquillt und dann erst kleiner wird, weil nun seine Substanz allmählich aufgelöst wird. Für ihre Lösung spricht, dass es Spermien gibt, bei denen der Glanzkörper von einer hellen Substanz hofartig umgeben ist, wie es die Fig. 30 für ein etwas späteres Stadium anzeigt. Dann habe ich vereinzelte Spermien gefunden, die anstatt eines voll gefärbten Glanzkörpers eine helle Vakuole von ungefähr doppelter Kerngrösse führten. Das ist weniger eindeutig. Denn es finden sich schon unter den kopulierenden Spermien gelegentlich solche, welche nur ein derartiges, aber kleineres Gebilde in ihrem Innern enthalten. Endlich zeigt die Substanz des Glanzkörpers selbst noch eine charakteristische Veränderung. Sie bleibt nicht so homogen wie am Anfang, sondern wird leicht körnig strukturiert.

Alles dies sind Veränderungen, die gering erscheinen und vielleicht auch nur geringfügig sind. Viel auffälliger ist dagegen auf den Präparaten jener Doppelfärbung, dass in der Grundsubstanz des Spermienschwanzes kleine schwarzgefärbte Granula (Fig. 27) aufgetreten sind, die bis dahin völlig gefehlt haben. Die Zeit ihres Auftretens fällt in das letzte Drittel der Zentrierungsbahn, gelegentlich erst in die Phase der letzten Zentrierungsbewegung selbst. Die Granula sind so gross wie die schwarzen Eigranula und liegen in sehr feinen und etwas helleren Strassen und Flecken der Spermiengrundsubstanz. Solche helleren Stellen, die leicht zu übersehen sind, treten zuerst am Rand des Spermienschwanzes auf und führen wenig tief in ihn hinein. Zugleich finden sich schwarze Granula in diesen wie kurze und feinste Spalten aussehenden helleren Zügen, schwarze Granula, welche bis zu dieser Zeit immer nur als der Spermie dicht angeschmiegte Eigranula haben gelten können. Dann findet sich das eine und andere schwarze Granulum schon in die oberflächlichste Substanz des Spermienschwanzes eingelassen, von einer helleren Masse umgeben. Ein wenig weiter und es sind so viele, wie die Fig. 27 angegeben hatte. Dann nimmt der gleiche Vorgang schnell an Intensität zu (Fig. 29, 30, 31). Und jetzt, während die Spermie in die Mitte des Eies sich eingestellt hat und anfängt, die immer noch längliche Gestalt in eine runde zu verwandeln, ergreift er auch den Spermienkopf von seinem basalen (Fig. 29) und seitlichen Umfang her (Fig. 30, 31). Bald ist es

nicht mehr zu entscheiden, wie viele dieser schwarzen Granula vom Schwanz her eingedrungen sind. Tief wird die Substanz des Kopfes durchsetzt. Denn es finden sich mehrere dieser Granula am unmittelbaren Umfang des Spermienkernes reihenartig verteilt. Am Glanzkörper findet oft sogar eine haufenförmige Zusammendrängung der eingedrungenen schwarzen Granula (Fig. 31) statt, die von einer gewissen Zeit an sehr auffällig werden kann. Es ist keine Frage, wie alle diese Veränderungen im Bilde der Spermie aufgefasst werden müssen. Die neue Granulierung der Spermie kann nicht das Sichtbarwerden ihres alten Mikrosomenvorrates bedeuten, der nur jetzt, nachdem ihre Substanz sich geändert, auf die Molybdänhämatoxylinfärbung reagierte. Die Mikrosomen der Spermie sind bedeutend kleiner wie diese fraglichen neuen Granula, die ausserdem von der Oberfläche her im Gefolge heller und die Spermiengrundsubstanz immer mehr zerklüftender und durchsetzender feiner Spaltungen auftreten und sich in ihr verteilen und anhäufen. Derivate der Spermienmakrosomen, die sich dann nur abweichend gefärbt hätten, können sie ebenfalls nicht sein. Denn diese zeigen keine Spur einer Vermehrung. Ihre Zahl, ihre Form ist unverändert die gleiche geblieben wie zuvor. Wer in der Differenzfärbung der Spermiengranula und der Eigranula nur ein unzulängliches Ereignis erblickt, wird sich trotzdem jenen beiden Einzelheiten nicht verschliessen können. Beides, die Grundlage einer Doppelfärbung und die ganz bestimmte Reihenfolge der Veränderungsbilder der Spermie, führen zu dem Schluss, dass während der Zentrierungsperiode Eiprotoplasma in die Spermie eindringt. Von dem Protoplasma des Eies sind es hauptsächlich die schwarzen Eigranula. Inwieweit auch die gelben beteiligt sind, vermag ich nicht so sicher zu entscheiden. Einige derselben sind ihnen jedenfalls untermischt. Keine sicheren Anhaltspunkte ergibt dagegen meine Doppelfärbung für die Analyse der hellen Substanz. Ob sie Flüssigkeit des Dotters ist oder aus verflüssigten Substanzen der Spermie wenigstens zum Teil entstanden, hat sich nicht beurteilen lassen. Zu einem Eindringen der Dotterkugeln kommt es nie bei dem Zerklüftungsprozess des Spermienkörpers. Er ist viel zu fein, als dass seine Spalten sich jenen so viel gröberen Deutoplasmagebilden öffneten.

Folgende Veränderungen der Eistruktur stellen sich in der Periode der Spermienzentrierung ein. Von diesen tritt am

wenigsten die des allgemeinen Protoplasmanetzes hervor; am auffälligsten ist die des Granulabildes.

Dass das feine Gitterwerk des Eiprotoplasmas nicht unverändert bleibt, zeigen am besten die in Zenkerscher Flüssigkeit fixierten und mit Molybdänhämatoxylin gefärbten Eier. Vergleicht man unmittelbar nebeneinander gelegene Eier, solche, die noch unbefruchtet geblieben sind oder eine aufsitzende Spermie zeigen, und andere, in welche die Spermien bis zum Stadium der Fig. 21 und 22 eingedrungen sind, so ist eine gewisse feine Veränderung am Protoplasmagitter nicht zu verkennen. Die allgemeine Art der Gitterbildung ist die gleiche geblieben; ebenso ist die Grösse der Maschung wohl unverändert. Aber die Substanz der Gitterfäden ist nicht mehr dieselbe. Sie erscheint ein wenig dicker, lockerer und körniger. Auf den mit Chromosmium fixierten Eiern ist die Änderung nicht ganz die gleiche. Die gleichmässige Zunahme der feinen Körnelung tritt auch hier hervor. Aber die fädige Substanz ist anscheinend nicht dicker, sondern nur lockerer geworden. Sie ist ausserdem weniger intensiv färbbar, was damit unmittelbar zusammenhängen könnte. Die Zunahme der Körnelung betrifft mehr die gelben wie die schwarzen Eigranula.

Viel sicherer ist die Veränderung des Granulabildes zu beurteilen, die geradezu auffällig ist bei Anwendung der spezifischen Granulamethoden. Es wird reicher an Granulis und neugeordnet. Und hauptsächlich sind es die schwarzen Eigranula, aber nicht ausschliesslich, welche vermehrt werden. Nur erlaubt meine Doppelfärbung nicht, die Zunahme der gelben Eigranula abzuschätzen. Wie schnell die Vermehrung der schwarzen Eigranula erfolgt, zeigen die Fig. 26, 27 und weitere. Während beim reifen Ei nur hier und da vereinzelte kleine Gruppen schwarzer Granula auffallen (Fig. 1), sind jetzt solche meist überall zu sehen. Nur fragt sich, ob dies wirklich auf eine Vermehrung der Granula zu beziehen ist, ob es nicht die einfache Folge einer Verlagerung und Zusammendrängung sein kann. Um sicher zu gehen, habe ich von gleich dicken äquatorialen Scheiben verschieden weit befruchteter Eier genaue Skizzen mit dem Zeichenapparat angefertigt, alle schwarzen Eigranula eingetragen und dann die Skizzen ausgezählt. Es haben sich folgende Unterschiede ergeben: 850 schwarze Granula (unter 31 hyalinen Kugeln) sind auf dem Stadium der Fig. 26 in einer 5 μ dicken Eischeibe vorhanden,

gegen 1900 Granula dagegen (unter 29 hyalinen Kugeln) auf dem Stadium der Fig. 27. Eine derartige Differenz kann kein Zufall sein. Denn ich habe sie immer wieder, so oft ich nachgeprüft habe, im grossen und ganzen bestätigt gefunden. Im Anfang dieser Zeit der Granulavermehrung sind die Eier immer noch ungleich granuliert. Es nimmt sogar die reicher granulierte Seite noch etwas an Körnelung zu.

Hieraus folgt, dass der von vornherein reicher gekörnte Eipol zuerst seinen Granulagehalt vermehrt. Die Stelle des Spermieneintritts ist dafür ohne Bedeutung. Gleichviel ob die Spermie durch die Polscheibe oder dicht neben ihr oder endlich gerade entgegengesetzt und mitten in die reicher gekörnte Eihälfte hineingedrungen ist, immer findet sich bald nachher diese Eihälfte stärker granuliert wie vorher. Für die Deutung des ganzen Vorganges ist das ein wichtiger Umstand. Relativ schnell zeigen sich die schwarzen Eigranula nach dem Spermieneintritt vermehrt. Dies ist schon nachweisbar, sobald der Spermienkopf in den Eidotter eingedrungen ist, ungefähr so weit wie auf der Fig. 20. Vielleicht beginnt die Vermehrung der Eigranula noch etwas früher. Das ist aber nicht mehr genau zu prüfen, weil die verschiedenen Eier an und für sich, wie oben nachgewiesen, granulaärmere und granulareichere sein können. Ist die Spermie ganz in den Dotter eingedrungen, so verschwindet die ungleiche Granulierung der beiden Eihälften, von welcher die Fig. 26 noch einen Rest anzeigt. Es erscheint dann auch die granulaärmere Eihälfte so reich gekörnt wie die entgegengesetzte. Zwischen der Eimitte und der Eioberfläche ist während dieser ganzen Zeit kein durchgreifender Unterschied in der Zunahme ihrer Granula zu sehen. Insofern die oberflächliche Zone des Dotters einen Kranz dicht gereihter und grosser hyaliner Dotterkugeln als Hauptmasse enthält, kann dagegen das Zentrum des Eies granulareicher erscheinen.

Nun beginnt, selten früher, ein neues Phänomen sichtbar zu werden, welches für den ganzen folgenden Abschnitt und bis in die Periode der Ausstossung des ersten Richtungskörperchens sehr charakteristisch ist, die **Bildung eines auffälligeren Granulahaufens** (Fig. 26, 28, 48 und 49). Etwas ungleich verläuft sie in den verschiedenen Eiern eines und desselben Wurmes, bei denen jedoch im allgemeinen ein bestimmter Typus vorherrscht.

Der eine Typus besteht darin, dass an einer, aber vorher nicht bestimmbaren. Stelle des Dotters, welche gelegentlich der Stelle der eindringenden Spermie diametral gegenüber liegen kann, ein auffälliger Granulahaufen (Fig, 26) entsteht, der im Anfang klein, dann rasch wächst, indem immer mehr Reihen und Gruppen von schwarzen Eigranulis sich zusammenhäufen. Auch viele gelbe Eigranula und glänzende Dotterkügelchen (Fig. 47) sind ihnen untermischt. Auf reinen Granulapräparaten werden die glänzenden Dotterkügelchen leicht übersehen, ganz abgesehen davon, dass sie bald auf den in Balsam eingeschlossenen Paraffinschnitten abblassen und sich auflösen. Die Serie der Fig. 47—58 habe ich deshalb nach frischen und mit Cochenille-Alaun nachgefärbten Celloidinschnitten gezeichnet, welche ihre volle intensive Osmiumfärbung besassen. Ist die Anhäufung der glänzenden Dotterkügelchen eine einfache Zusammendrängung von vorher nur gleichmässiger verteilten Gebilden? Ganz ist dies nicht ausgeschlossen. Jedenfalls nimmt die Zahl der glänzenden Dotterkügelchen zu, entsprechend jener der schwarzen Eigranula. Zählt man wiederum die Summe dieser Dotterelemente in gleich starken äquatorialen Eischeiben, so ergibt die Fig. 47 vom reifen, aber noch unbefruchteten Ei ca. 170, die Fig. 48, welche die Spermie schon tief eingedrungen und das Keimbläschen etwas vorzeitig an die Eioberfläche verlagert zeigt, 190, die Fig. 49 210, die Fig. 50 ca. 288, die Fig. 51 endlich 332 glänzende Dotterkügelchen. Ein Zufall kann diese Zahlendifferenz nicht sein. besonders wenn man sie mit dem Gehalt der gleichen Eischeiben an hyalinen Dotterkugeln vergleicht. Denn hier schwankt die Zahl in der gleichen Figurenreihe von 28 zu 14, 24, 21, 29 und 26. Hiermit stimmen auch die Zahlen der hyalinen Kugeln in den Fig. 1 und 2 von reifen Eiern annähernd überein. In der ersteren sind es 31, in der zweiten 25 solcher Gebilde. Weiter zeigen die für die Vermehrung der schwarzen Eigranula so beweisenden Fig. 26 und 27, auf welchen die Zahlendifferenz der schwarzen Eigranula über 1000 betrug, wiederum nur 31 und 37 hyaline Kugeln. Die geringen Unterschiede fallen nicht schwer ins Gewicht. Und da sich weder eine steigende noch fallende Zahlenreihe konstatieren lässt, so sind sie alle zusammen genommen nur die Anzeichen einer gewissen individuellen Variationsbreite. Es ergibt sich also, dass zum Unterschied von den hyalinen Dotter-

kugeln nur die glänzenden Dotterkügelchen an Zahl zunehmen. Und zwar nehmen sie in der Zeit der Spermienzentrierung mehr wie das Doppelte an Zahl gegenüber dem reifen Ei zu.

Irgend eine Teilungsform dieser Dotterkügelchen habe ich niemals gefunden. Nur Grössenunterschiede, die das Vier- und Fünffache betragen können, lassen sich konstatieren. Daraus ergibt sich, dass die Vermehrung der fraglichen Dotterelemente nur auf einer stetigen Neubildung dieser Teile im Protoplasma des Eies beruhen kann. Und dementsprechend wird auch der zunehmende Gehalt des Granulahaufens an glänzenden Dotterkügelchen nicht auf einer einfachen Zusammendrängung bewegter und verlagerter Teile beruhen können. Aber zu untersuchen bleibt trotzdem, ob nicht die Stelle jenes Granulahaufens eine grössere oder kleinere Hauptquelle sowohl für die Vermehrung der Eigranula wie der glänzenden Dotterkügelchen bedeutet. Wie die letzteren Gebilde im Eiprotoplasma entstehen, habe ich nicht feststellen können. Dass aber die schwarzen Eigranula in loco vermehrt werden, ergibt sich aus vielen Einzelheiten. Erstens finden sich aber sehr selten zwischen den rein runden Granulis ovale und kurze stäbchenförmige Gebilde. Das spricht für einen Teilungsprozess der an Ort und Stelle vorhandenen Granula. Und dass sie kleine Gruppen in dem fraglichen Haufen bilden, würde in Übereinstimmung hiermit auf einen nur regionär schnellen Teilungsprozess hinweisen. So vieler kleiner Granulagruppen, die dicht beieinander liegen, gibt es zu der Zeit der ersten Haufenbildung sonst nirgends in irgend einem Abschnitt des ganzen Eidotters (Fig. 26). Die Bildung von schwarzen Granulareihen, die zu dem Haufen in der Fig. 26 zusammeneilen, ist schon etwas weniger eindeutig. Dass sie nur die Richtung von Flüssigkeitsströmen anzeigen sollen, welche entfernter gewesene Granula zusammengeführt hätten, wäre nur eine Ansicht, der man entgegnen könnte, dass solche auffallende Granulareihen auch entstehen müssen, sobald der Teilungsprozess von Granulis einem radiär sich ausbreitenden Reiz unterliegt, welcher überhaupt die Granula anregt, sich zu teilen und zu vermehren.

Die nähere Ursache des ganzen Prozesses, dieser Bildung eines auffälligen Granulahaufens im Eidotter, ist morphologisch nicht zu erkennen. Den Anfang seines Auftretens habe ich wohl zurückverfolgen können bis in ein Stadium, auf dem er erst ein

Viertel so gross wie in der Fig. 26 erschien. Nur wird es bald sehr schwierig und schliesslich unmöglich, ihn von sonstigen kleinen Gruppen zu unterscheiden, die überall entstanden sind. Mit einer solchen Zurückverfolgung ist also nicht viel gewonnen. In unbefruchtet gebliebenen Eiern, die sonst manche Zeichen einer vorschreitenden Entwicklung darbieten können, wie z. B. die Ausbildung einer immer dicker werdenden Membran, bildet sich niemals ein solcher Haufen im Dotter. Er kann gelegentlich auch in Eiern ausbleiben, in deren Dotter man eine eingedrungene Spermie findet. Das sind jedoch Eier, denen sich schon lange vorher an gewissen Verfärbungen und groben Zerklüftungen der Spermie wie an schlechter Granulatinktion ansehen lässt, dass sie trotz der Spermie sich nicht weiter entwickeln werden, sondern bald durch Zytolyse zugrunde gehen.

Der Granulahaufen ist ebenso wie die vorhergehende allgemeine Vermehrung der Eiplasmosomen eine Folge der Befruchtung. Es strömt doch wohl eine Substanz aus der Spermie, welche den Färbungsumschlag bedingt und direkt oder indirekt, was mir am wahrscheinlichsten ist, indem sie auf die netzige Grundsubstanz des Eiprotoplasmas einwirkt, den Reiz liefert, auf den das Protoplasma des Eies mit einer Vermehrung reagiert. Eine gewisse Fernwirkung ist hierbei anzunehmen, die ja leicht vorstellbar ist; denn Spermie und Granulahaufen liegen meistens, fast immer sogar, verschieden weit voneinander entfernt (Fig. 26 und 48). Gelegentlich kann beides zusammenfallen. Das ist aber eine grosse Seltenheit. Auch der Umstand ist ein Zeichen für jene chemische Fernwirkung, dass abgesehen von dem Haufen, das gesamte Protoplasma nur ungleich stark seine Granula vermehrt. Mit dem Keimbläschen hat die Bildungsstelle des Granulahaufens nichts unmittelbares gemein. Die Entfernungen beider voneinander wechseln in allen Eiern ganz beliebig. Dass Spermie und Granulahaufen sonst unabhängige Erscheinungen im Dotter sind, geht auch aus dem weiteren Verhalten zueinander hervor. Die Bahnen, die beide Gebilde im Dotter zurücklegen, bis sie schliesslich im Eizentrum zusammen einmünden, laufen ganz unabhängig voneinander.

Nun wächst der Granulahaufen, dessen Gehalt an Plasmosomen und an glänzenden Dotterkügelchen immer noch zunimmt, zu einer stetig grösser werdenden Kugel heran, die dann ihre

exzentrische Stellung verliert und sich in die Mitte des Eies einstellt (Fig. 27). Dass er sich von vornherein hier entwickelt und heranwächst, gehört zu den allergrössten Seltenheiten, die ich unter vielen Hunderten von Eiern nur wenige Male gesehen habe. Ein Typus für sich ist, dass nicht ein einziger und nur immer mehr sich vergrössernder Granulahaufen, sondern mehrere kleine unabhängig voneinander entstehen (Fig. 49). Bis zu vier solcher Einzelhaufen habe ich gelegentlich gezählt. Das weitere Verhalten ist dann verschieden in den einzelnen Eiern. Es vergrössern sich entweder die Einzelhaufen und verschmelzen bei ihrem Vorrücken in die Mitte des Eies miteinander zu einer gemeinschaftlichen grösseren Körnerkugel, die nun das Keimbläschen, sofern es nicht schon vorher die Eimitte verlassen hat und der Oberfläche zu bewegt worden ist, aus seiner zentralen Lage verdrängt (Fig. 50). Oder es kommt nicht sofort durch allseitige Vereinigung zu einer grossen, sich zentrierenden Granulamasse. Vielmehr bildet sich ein immer grösserer Ring von solchen Granulis aus, welcher sich in weitem Abstand um das in der Eimitte liegen gebliebene Keimbläschen herum zusammenschliesst (Fig. 28). Eine schmale Öffnung nur bleibt übrig, durch welche dann das Keimbläschen zur Oberfläche des Eidotters emporsteigt, um das erste Richtungskörperchen zu bilden.

Im Vorgang der Befruchtung ist die Ausbildung eines Granulahaufens, seine Vergrösserung und seine Zentrierung im Ei ein wichtiges Zeichen. Darauf weisen alle diese Einzelvorgänge hin, so variant sie sich auch im einzelnen und jenen Typen entsprechend abspielen mögen. Jedenfalls ist sie das e r s t e Z e i c h e n d e r p e r f e k t g e w o r d e n e n B e f r u c h t u n g. Dem Sichtbarwerden der sogenannten Befruchtungsmembran geht jene Bildung weit voraus. Denn die Fig. 26 zeigt wohl einen solchen Granulahaufen, aber noch keine derartige Membran. Diese findet sich erst als eine noch sehr dünne abgehobene Hülle für das Ei auf dem späteren Stadium der Fig. 27. Mit vollkommener Gesetzmässigkeit führen alle jene Prozesse, welche auf die Vermehrung der Plasmosomen des Eies und seiner glänzenden Dotterkügelchen gerichtet sind, auch früher oder später zu der Zentrierung dieser ganzen Körnermasse im Ei. Das gilt ausnahmslos für alle Eier. Dadurch wird der Dotter gesondert in eine grosse zentrale Körnerkugel und in eine periphere Schicht, welche sie allseitig umgibt

und zum Unterschied nur wenige Protoplasmagranula und dagegen alle hyalinen Dotterkugeln in sich aufnimmt, die gewissermaßen hierher abgeschoben werden. Während aller dieser Vorgänge ist die Differenzierung der Chromosomen im Keimbläschen und die Bildung der ersten Richtungsspindel erfolgt, welche schon, und das wäre ein frühes Ereignis, auf dem Stadium der Fig. 27 an der Eioberfläche sich radiär einzustellen anschickt. Meistens oder oft wenigstens liegt sie zu dieser Zeit noch neben der zentralen Körnerkugel und ist vorwiegend von den gelben Eigranulis und einigen glänzenden Dotterkügelchen umhüllt. Schwarze Eigranula sind auffallenderweise nur sehr spärlich in ihrer Hülle vorhanden.

An die Einstellung der grossen Körnerkugel in die Eimitte schliesst sich die Zentrierung der Spermie an (Fig. 50, 27, 29). Mit der Breitseite oder dem Seitenrand ihres Kopfes oder auch gelegentlich mit der Schwanzspitze voraus, dringt sie in die Masse ein, um schliesslich ihre Mitte zu erreichen. Hier bleibt die Spermie für die ganze nächste Periode des Befruchtungsprozesses liegen (Fig. 31—39, 51—54), wobei sie im groben immer runder und kegelförmiger wird. Im einzelnen umfasst diese Periode eine Summe von sehr kompliziert durcheinandergreifenden Prozessen, welche für die weitreichende und sehr feine Durchdringung des Eidotters mit spermiogenen Teilen von der allergrössten Bedeutung sind. Da diese Prozesse, welche schliesslich zu einer Aufteilung des Spermienkörpers führen, mit der letzten Zentrierungsphase der Spermie zugleich einsetzen oder besonders lebhaft werden, so gehört dieser Vorgang an den Anfang des zweiten grossen Abschnittes der inneren Befruchtung.

Für die letzte Hälfte der Zentrierungsbahn waren, wie oben gezeigt, zweierlei frühe Veränderungen am Spermienkörper charakteristisch, die Öffnung oberflächlicher Vakuolen und das Eindringen von Eigranulis in das Spermioplasma. Dieselben Vorgänge sind es, welche nun während der letzten Zentrierungsbewegung der Spermien an Lebhaftigkeit zunehmen (Fig. 30 und 31). Im anderen Fall, der fast ebenso häufig ist, beginnen die gleichen Veränderungen erst mit dem Eindringen der Spermie in den zentralen Körnerhaufen. Während beim ersten Modus die Spermie in diesem Moment schon zackig aussieht, erscheint sie hier in dem verspäteten Fall noch geschlossen und glatt begrenzt.

Reich und ausgiebig dringen die Eisubstanzen in den Plasmakörper der Spermie ein. Von allen Seiten her (Fig. 30) ist bald die immer noch zugespitzte Gestalt derselben von sehr feinen hellen Strassen durchsetzt, in welchen die schwarzen Eigranula eingeschlossen liegen. Hier und da findet sich auch schon ein kleinerer Haufen von solchen Fremdlingen, dicht am Rand des Glanzkörpers gelegen (Fig. 30). In entgegengesetzter Richtung — und dies ist wiederum für die Auffassung des dem ganzen Formenwechsel zugrunde liegenden Prozesses von grosser Wichtigkeit — ist eine stetig zunehmende Zahl von Makrosomen aus der Spermie in die umgebende Zone des Eidotters eingewandert (Fig. 30—34). In den Fig. 30 und 31 sind es erst wenige, die auch noch wenig weit von der Spermie fortgetrieben worden sind. In der ersten Figur liegen sie noch einseitig, auf der zweiten schon mehr im ganzen Umkreis der Spermie verteilt. Auf den folgenden Fig. 32—34 sind die ausgestreuten Makrosomen allseitig aber ungleichmässig dicht verteilt. Wie gross der Verteilungsradius zu dieser Zeit geworden ist, zeigt die Fig. 37. Er deckt sich ziemlich genau mit dem Umfang der zentralen Körnerkugel. Eine Besonderheit zeigt sich in vielen Eiern innerhalb der zentralen Körnerkugel. Sie ist auffallend radiär geordnet. Zur Spermie hin, als dem Mittelpunkt des Ganzen, führen dünnere oder dickere Strahlen schwarzer Eigranula (Fig. 31, 32, 34) und von ihr fort hintereinander liegende rote Makrosomen (Fig. 31). Die Strahlen der Eigranula sind bald so lang wie der Radius der zentralen Körnerkugel (Fig. 34), bald nur kurz und dünn auslaufend (Fig. 32). Sie müssen sehr wechselnde Bildungen sein, die entstehen (Fig. 31) und auch wieder vergehen (Fig. 33), um dann von neuem sich zu bilden (Fig. 34). Dass diese Folge der Figuren die richtige ist, ergibt sich aus gewissen besonderen Anzeichen. Auf der Fig. 29 schickt sich die Spermie erst an, mit ihrer Spitze in die zentrale Körnerkugel einzudringen. In der folgenden Fig. 30 ist sie eingedrungen. Nun erfolgt die Abrundung des Spermienkörpers (Fig. 31), dann gegebenenfalls (Fig. 32) die Ausstossung des Glanzkörpers, welcher in dem der Fig. 33 entsprechenden Präparat oben über den Rand der zentralen Körnerkugel hinaus verschoben ist und in dem der Fig. 34 noch weiter im Dotter abgetrieben erscheint. Zwischen der Fig. 31 mit den angedeuteten uud der Fig. 34 mit lang durchgreifenden Granulareihen liegt also für diese geringe Figuren-

reihe nicht nur ein Zustand mit unvollständig und kurz ausgeprägten Strahlen (Fig. 32), sondern auch ein solcher, in dem sie völlig verschwunden sind (Fig. 33). Wie viele derartige wechselnde Ereignisse in Wirklichkeit sich in dieser kurzen Spanne Zeit abgespielt haben, vermag eine solche lose gereihte Anzahl von Eischnitten natürlich nicht aufzuklären. Aber so viel ergibt sich mit völliger Sicherheit, dass in dieser ganzen fraglichen Epoche zwei Strömungen sich in entgegengesetzter Richtung durchkreuzen müssen, die eine, welche die Eigranula zu Reihen richtet und sie nicht nur bis an den Rand der Spermie heran, sondern sogar in das Innere ihres Plasmakörpers führt, und die zweite, welche die Makrosomen der Spermie aus ihr heraus und in den Dotter hinein transportiert.

Was wird aus den im Dotter vertriebenen Makrosomen und was aus den in die Spermie eingedrungenen Eigranulis?

Das Schicksal der Makrosomen im Eidotter bedarf einer sehr genauen und langwierigen Betrachtung, welche alle weiteren Befruchtungsstadien bis zur ersten Teilung des Eies umfasst. Es kommt hinzu, dass zum mindestens zwei Typen bei ihrer weiteren und nicht ganz einfachen und einheitlichen Verwandlung in den Eiern verschiedener Würmer vorherrschen. So mag denn zunächst das geringere Schicksal jener Eigranula interessieren, die in das Innere der Spermie eingedrungen waren. Dass ihre Menge erheblich zugenommen und den Schwanz der Spermie durchsetzt hat, zeigt die Fig. 31 zum Unterschied von der vorhergehenden. Die schwarzen Eigranula bilden jetzt in der Hauptsache einen grösseren Haufen dicht unter dem Glanzkörper, der aber dann gegebenenfalls und wenn er nicht innerhalb der Spermie aufgelöst wird, zusammen mit ihm (Fig. 32) aus der Spermie wieder ausgestossen wird. Das ist ein sehr merkwürdiger Vorgang, der sich hier an beiden Dingen, dem Glanzkörper und den unter ihm angehäuften Eigranulis abspielt. Er ist keine Seltenheit. Ich habe ihn oft beobachtet und des öfteren auch gerade solche Stadien gefunden, die, wie die Fig. 32, die Anzeichen eines explosionsartigen Ereignisses besitzen. Dicht hinter dem Glanzkörper fliegt der eine lang ausgezogene Haufen von Eigranulis hinterher, der vorhin auf dem Stadium der Fig. 31 neben ihm sich gesammelt hatte. Zwischen beiden Fig. 31 und 32 reihen sich viele ein, welche mir alle Zwischenstadien vor Augen geführt haben. Ich

habe keinen Anlass finden können, an der Realität dieses immerhin merkwürdigen Prozesses, auf den noch zurückzukommen sein wird, zu zweifeln. An dieses Intermezzo schliesst sich in einem gewissen Abstand das Stadium der Fig. 33 an. Der Spermienkörper, dessen basale Kopffläche immer noch durch eine dichtere Reihe von Makrosomen angezeigt wird, hat sich völlig wieder geschlossen und ist nun von neuem von zahlreichen schwarzen Eigranulis durchsetzt. Das Eindringen solcher Gebilde aus dem Protoplasma des Eies in das der Spermie ist also ein wiederholter Vorgang, dessen Maximum ungefähr die Fig. 33 darstellt. Es ist bemerkenswert, dass jetzt zum Unterschied von der ersten Einwanderung der Eigranula eine ganze Anzahl sich am Umfang des Spermienkernes aufreihen und auch dort noch längere Zeit liegen bleiben (Fig. 34). Ob auch bei dem Typus der endospermialen Glanzkörperauflösung eine zweite und lebhaftere Eigranula-Einwanderung vorkommt, kann ich nicht entscheiden, weil in diesem Fall ein sicheres Merkmal der Zeitbestimmung fehlt. In der Folge verringert sich jedenfalls die Zahl der eingedrungenen Eigranula allmählich; es sind so wenige geworden wie in der Fig. 34. Schliesslich beherbergt der Spermienkörper, der aber inzwischen eine Reihe der eingreifendsten Umänderungen durchgemacht hat, nur noch spärliche ovogene Plasmosomen (Fig. 38 und 39). Zu keiner Zeit, auch in den späteren Stadien nicht, kommt es wieder zu jenem im Anfang dieser zweiten Periode des inneren Befruchtungsprozesses so intensiven Vorgang des Eindringens der Eigranula in den Plasmakörper der Spermie.

Auf die Ursache dieser auch der Zeit nach so merkwürdigen Erscheinung, welche mit derjenigen der Makrosomenausstreuung unmittelbar zusammenfällt, wird am Schlusse des Kapitels zurückzukommen sein. Die Anwesenheit eines Glanzkörpers kann die Ursache nicht sein. Denn es wiederholt sich ja jener Vorgang der Granulaeinwanderung in die Spermie, nachdem sein Glanzkörper ausgestossen worden ist. Er spielt sich ausserdem und wenigstens in der Hauptsache auch bei denjenigen Spermien ab, welche ohne einen Glanzkörper zu besitzen in das Ei eingedrungen sind und es befruchtet haben. Die Fig. 37 stammt von einem solchen Ei, dessen Spermie und Dotter keine Spur eines solchen Gebildes an keiner Stelle mehr enthalten.

Gleichzeitig zum mindesten mit allen diesen vielseitigen

Vorgängen der Ausstreuung der Makrosomen, der Einwanderung und Rückwanderung der Eigranula und der Ausstossung des Glanzkörpers im gegebenen Fall geht nun die Zerlegung der Spermiengrundsubstanz vor sich. Um dieselbe zu beobachten, genügt die Altmannsche Methodik oder meine Doppelfärbung nicht. Erst die elektive Färbung mit Kresylviolett vermag alle Feinheiten dieses sehr minutiösen Prozesses aufzudecken. Für ihre Fixierung ist das neutrale Altmannsche Gemisch oder die saure Zenker-Spulersche Flüssigkeit gleich wertvoll, da sich beide Bilder in allen wesentlichen Einzelheiten völlig decken. Nur liefert die letztere Konservierungsmethode etwas kontrastreichere Bilder, die selbst in dickeren Schnitten vollständig klar ausfallen. Ihr verdanke ich die Figuren 24—26. Leicht zackig schon (Fig. 21) oder im Begriff es zu werden, führte die Spermie ihre letzte Zentrierungsbewegung aus, um sich in die Mitte des zentralen Körnerhaufens und damit auch in den Mittelpunkt des Eies einzustellen. Ihr schliesst sich jetzt die Zerlegung ihrer Grundsubstanz an. Immer mehr werden die Protoplasmavakuolen geöffnet, so dass bald die schaumig-netzige Grundsubstanz unterbrochen und wie zerfressen erscheint (Fig. 24), auf einem Stadium, welches ungefähr dem Granulabild der Fig. 31 entspricht. Wie ein sich auflösender und im Eidotter zerflatternder Schleier, so sehen ungefähr alle die Stadien aus, welche der Fig. 24 unmittelbar vorhergehen oder ihr sich anschliessen. Die Substanz des Schleiers wird körniger, zugleich treten die ihr eingelassenen Mikrosomen auffallend deutlich hervor. Sie sehen bald wie völlig freigelegt aus. Weiter verlieren die äussersten Teile und Spitzen des netzig ausgezogenen Spermioplasmas ihren Zusammenhang mit den zentralen Substanzmengen. Sie sind auch voneinander getrennt und bereits hier und da in den angrenzenden Dotterbezirk verschoben worden (Fig. 24). Immer mehr schreitet der Zerlegungsprozess vor, und immer weiter werden die äussersten Substanzportionen des sich aufteilenden Spermienkörpers im Umkreis des Eidotters fortgeführt und verteilt. Und zwar ist es das Protoplasma des Eies, in welchem jene spermiogenen Gebilde aufgenommen liegen (Fig. 25), die teils schon so fein sind wie die Spermienmikrosomen selber oder gröbere und etwas zackige Flocken bilden, welche wiederum feiner granuliert aussehen. Das Bild verteilter Flocken spricht für einen stürmischeren Vorgang bei der Zer-

legung der Spermiengrundsubstanz. Ein vollständiges Zerfliessen einer sich im Dotter auflösenden Substanz kann nach diesen Feinheiten des Bildes zu urteilen die Zerteilung nicht sein. Denn es verschwinden die kleinen violett gefärbten Teile nicht, wenigstens nicht alle. Sie persistieren lange. Dabei wird der Durchmesser des von ihnen durchsetzten Umkreises im Dotter immer grösser, so dass z. B. zur Zeit der beendeten I. Reifeteilung (Fig. 62) der ganze Querschnitt des Eies bis zur Oberfläche hin von solchen spermiogenen Protoplasmateilen durchsetzt ist, die auch zu dieser Zeit immer noch in der Substanz des Eiprotoplasmas eingelassen liegen. Dieses Faktum ist für die Beantwortung vieler Fragen entscheidend. Nicht nur für die Anschauung von der Substanzbewegung im befruchteten Ei, die hiernach für diese Gebilde endoprotoplasmatisch und nicht in dem mehr flüssigen Deutoplasma des Dotters vorschreiten muss, sondern auch für die Definition das befruchteten Protoplasmas.

Die Figuren 24—26 zeigen noch eine weitere Besonderheit, die Bildung eines spermiogenen Hofes, der vor der Zerteilung des Spermienkörpers nicht nachweisbar ist. In dem Stadium der Fig. 23 und dem der Fig. 27 ist ein solcher auch auf Kresylviolettpräparaten von Zenkermaterial noch nicht zu sehen. Seine erste Bildung habe ich nur dann sicher beobachten können, wenn die Spermie sich in der Mitte des zentralen Körnerhaufens eingestellt hatte und nun sich zu verteilen anfing. Sobald die ersten abgegliederten Spermioplasmateilchen ein wenig im nächsten Umkreis des Dotters zerflattert liegen (Fig. 24 und unmittelbar vorher), ist auch ein eigentümlich diffus gefärbter blauer Hof vorhanden. Er ist im Anfang nur sehr schmal, wird dann ein wenig breiter (Fig. 24) und weiterhin eine sehr auffallende (Fig. 25 und 26) Erscheinung. Im Bereich dieses Hofes ist das Eiprotoplasma und zugleich das in seinen Substanzlücken gelegene Deutoplasma regelmässig bei sorgfältiger Färbung und Differenzierung der Schnitte deutlich bläulich gefärbt. Der Körper der Spermie dagegen, die jetzt wie ein Heliozoon im Zentrum des Hofes erscheint, und alle ihre weit verteilten Derivate erstrahlen in rötlichviolettem Farbkontrast.[1]) So different und scharf abgesetzt er-

[1]) Das Kresylviolett, von welchem ich sechs verschiedene Farbstoffe methodisch ausprobierte, gehört zu den metachromatischen oder um mit P. Mayer zu sagen unreinen Farbstoffen, in welchem hier in diesem Fall

scheint auf derartigen Präparaten die verteilte Substanz der Spermie. Von einem wirklichen Verschwinden des Spermioplasmas im Eiprotoplasma, von einem Untergang desselben kann zu dieser Zeit des Befruchtungsprozesses keine Rede sein. Auch die kleinsten Derivate heben sich deutlich als eingedrungene Fremdlinge im Dotter ab. Aber die Umfärbung der Substanz des Eies, die von der Spermie her sich hofartig ausbreitet, ist ein Merkmal, welches auf eine Umänderung derselben, auf chemisch-physikalische Begleitprozesse der Befruchtung als ihrer Ursache hinweist. Sollte diese Umfärbung des Ooplasmas ein Gegenstück zu jener frühen bedeuten, die sich am Anfang der eigentlichen Befruchtungsperiode abspielte, hier aber die Grundsubstanz der Spermie ergriffen hatte? Für die Frage nach der substantiellen Verschiedenheit des Spermio- und des Ooplasmas ist es übrigens interessant, solche Eier zu beobachten, welche disperm befruchtet worden sind, um zu sehen, wie sich in diesem Stadium die beiden Spermienkörper zueinander verhalten. Parallel zueinander verlaufen bei beiden Spermien in solchem Fall alle die einzelnen Veränderungen, die ich oben geschildert. Beide Spermien zentrieren sich nebeneinander, in beide dringen die Eigranula hinein usw., nur findet sich bei gewissen Eiern eine doppelt so grosse Menge von Makrosomen ausgestreut. Sowie aber die Grundsubstanz beider Spermien zerlegt und aufgeteilt wird, vereinigen sich die verzweigten Fortsätze beider Spermien nach dem Modus verästelter Interzellularbrücken. Es muss eine mehr oder weniger weit reichende allgemeine Gleichartigkeit des Spermioplasmas sein, welche hier in einem wenigstens zunächst durchaus anders beschaffenen Medium die verästelte plasmatische Substanz beider Samenzellen sich vereinigen und verschmelzen lässt.

Das Schicksal des Glanzkörpers verläuft wenigstens in den ersten Phasen zwiespältig. Nach dem einen Modus wird der Glanzkörper aus der zentrierten Spermie ausgestossen und zwar, nachdem jene Menge granulärer Eisubstanzen sich unter ihm angesammelt hat (Fig. 31 und 32). Auf Kresylviolettpräparaten (Fig. 24) ist der Glanzkörper sehr leicht zu übersehen. Die grosse

---

eine blaue und eine rötliche Farbkomponente enthalten sind, deren Prozentverhältnisse übrigens in jenen sechs Sorten sehr ungleich verteilt sind. Zwei derselben, in welchen die rote Komponente etwas mehr überwog, haben mir die besten Resultate geliefert.

unregelmässige Vakuole, welche die Spermien zu dieser Zeit zeigen, entspricht ihm keineswegs. Ihr Inhalt ist vielmehr zum grossen Teil der hier im Spermienschwanz angehäuften Menge von Eigranulis gleich und zeigt je nach dem Stadium netzförmige Reste der Spermiengrundsubstanz (Fig. 24), die sonst überall von der Oberfläche her und jenen hellen Spalten des Granulabildes entsprechend vielfach zerklüftet ist. Der Schwanzspitze zu liegt erst daneben der Glanzkörper. Dann steigt der frei gemachte Glanzkörper im Dotter bis zu seiner Oberfläche empor (Fig. 52 u. 40), wobei er immer kleiner wird. Trotzdem die meisten Eier der Würmer a und α z. B. von Spermien mit mittelgrossem und grossem Glanzkörper befruchtet worden waren, habe ich später zur Zeit der zweiten Reifeteilung (Fig. 40) ausschliesslich kleine Glanzkörper gefunden, viel kleiner als zur Zeit der Fig. 29—32. Nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers habe ich überhaupt keine Glanzkörper mehr im Dotter aufgefunden. Dies spricht in ganz eindeutiger Weise dafür, dass die Substanz des ausgestossenen Glanzkörpers allmählich im Dotter aufgelöst wird. Und da der Glanzkörper überall, im Zentrum wie an der Oberfläche des Dotters, rundlich geformt ist und nur immer kleiner wird, so wird die Auflösung wie eine langsame und gleichmässige Abschmelzung einer flüssigeren Masse vor sich gehen müssen. Dass gelegentlich auch seine innere Masse verflüssigt wird, zeigt das frühe Auftreten von Vakuolen (Fig. 24). Nach seiner Ausstossung habe ich den sonst so homogenen Glanzkörper mehrfach körnig gesehen, als ob seine Substanz jetzt im Fixierungsmittel gerinnbar und fällbar geworden wäre. Auch zeigt er mitunter eine eigentümlich dünne und leicht zackige Hülle, die sich auf gefärbten Präparaten wie das Protoplasma der Spermie abhebt und in der Tat, wenn man viele aufeinander folgende Zwischenstadien der Figuren 31 und 32 auf den ergänzenden Präparaten berücksichtigt, ein bei der Ausstossung mitgenommenes Spermioplasma bedeutet.

Den zweiten Modus der Glanzkörperlösung finde ich als einen schon früh und zwar in der mittleren Strecke der Zentrierungsbahn der Spermie angesetzten Vorgang dadurch charakterisiert, dass eine helle Ringzone (Fig. 23) um den noch durchaus homogenen Glanzkörper auftritt. Eine eingedrungene Eisubstanz kann diese helle Hülle nicht bedeuten, wie der Ver-

gleich mit den entsprechenden Stadien der Granulabilder zeigt (Fig. 27, 29, 30). Weiterhin schliesst sich eine Reihe von Bildern an, die den Glanzkörper kleiner und jene helle ihn umgebende Masse breiter geworden zeigen, zu einer Zeit, wo schon reichliche Mengen von Eigranulis usw. eingedrungen sind. Auf den nächsten Stadien ist der Glanzkörper nicht mehr in der hellen Masse zu finden. Ausgestossen worden ist er nicht. Denn es zeigt sich keine Spur von Öffnung in der Schwanzspitze der Spermie, noch sonstwie ein Glanzkörperrest im näheren oder weiteren Bezirk des Dotters. Das nötigt zu dem Schluss, dass der Glanzkörper nicht wie bei dem ersten Modus innerhalb des Dotters aufgelöst wird, sondern ohne ausgestossen zu werden schon innerhalb der Spermie.

Schicksal der Makrosomen. Sobald die Spermie sich in die Mitte des Granulahaufens im Ei eingestellt hatte, gelegentlich auch schon während der letzten Zentrierungsbewegung, wurden die Makrosomen ausgestreut. Die Ursache, das ist wohl keine Frage, ist in den vielen Prozessen zu suchen, welche hier im Zentrum des Dotters vor sich gehen, die Grundsubstanz der Spermie auflösen und zerteilen, die Eigranula eindringen lassen und wieder zurückwandern und auch den Glanzkörper gelegentlich ausstossen und verschieben, Prozesse, welche ohne Zweifel Strömungen hervorrufen, deren Art zu untersuchen bliebe. Ob sie immer gleich intensiv und schnell verlaufen, ist morphologisch schon nicht mehr eindeutig zu entscheiden. Dass sich jedoch die Umwandlung der Makrosomen im Verlauf aller dieser und der weiteren Prozesse nach einem zweifachen Typus gestaltet, ist wohl mehr wie ein einfacher Hinweis auf derartige Unterschiede bei den Eiern verschiedener Würmer. Den seltener zu findenden Typus beschreibe ich zuerst, weil er durch einen klareren und übersichtlicheren Verlauf ausgezeichnet ist.

Typus A (Fig. 30—34, 37—45). Der Reihe nach werden die Makrosomen der Spermie immer mehr und immer weiter als solche im Dotter ausgestreut und verteilt (Fig. 30—34). Ist die erste Richtungsspindel noch nicht an der Oberfläche des Dotters eingestellt (Fig. 51) und sind die hyalinen Kugeln noch zu ungleichen und mehrfachen Reihen im Umkreis des zentralen Granulahaufens geordnet, so ist bis zu dieser Grenze hin (Fig. 37) eine gewisse Anzahl von Makrosomen ausgestreut worden. In der 14 μ dicken Eischeibe sind es 45. 21 liegen noch im Spermien-

körper. Ein Teil der Makrosomen zeigt eine eigentümliche helle Mitte. Die meisten sehen wie zuvor gleichmässig rot aus. Zählt man in der ebenfalls 14 μ dicken Scheibe der Fig. 38 alle rot gefärbten Plasmosomen, so finden sich 139 im gesamten Umkreis des Dotters und bis zu seiner Oberfläche hin aber in abnehmender Dichtigkeit verteilt. In dem Spermienkörper selbst sind keine Makrosomen mehr eingeschlossen; sieben liegen noch dicht an seinem Rand. Zu dieser Zeit, welche dem Beginn der Makrosomenumwandlung ungefähr entspricht, ist das I. Richtungskörperchen ausgestossen worden und sind alle hyalinen Dotterkugeln aus dem Dotter verschwunden. Die Umwandlungsformen der Makrosomen, die sich alle durch ihre elektive Rotfärbung leicht von den Eiplasmosomen unterscheiden lassen, sind verschieden und im einzelnen folgende. Das grobe Granulum wird oval, streckt sich noch ein wenig in die Länge, wird sanduhrförmig, dann stärker eingeschnürt und endlich in zwei runde und dicht beieinander liegende kleinere Granula zerlegt. In einem zweiten Fall, welchen die Fig. 38 nur an zwei Stellen, die Fig. 39 mehrfach illustriert, wächst das Makrosom zu einem längeren Stäbchen aus. Dann finden sich gleichlange Gebilde, die aber verschieden deutlich gekörnt und entsprechend vielfach eingeschnürt sind. Endlich sind enge Granulareihen zu konstatieren, welche von fast gleichem Kaliber sind wie die körnerfädigen Gebilde vorher (Fig. 39 und 41). In anderen Eiern, die aber in meiner ganzen Reihe nur eine Minderzahl sind, zeigt sich eine ganz besondere Umwandlungsform. Es flachen sich die vorher runden und schon durch eine helle Mitte vielfach ausgezeichneten Makrosomen zu einer kleinen ovalen Scheibe ab, die von der Kante her wie ein schmäleres Stäbchen aussieht. Dann entsteht aus ihr ein wirklicher Ring von im Mittel 0,8—0,9 μ Durchmesser, indem die helle zentrale Substanz in den Rand auseinander weicht, und nun aus ihm durch Einreissen ein gebogenes Stäbchen, das sich dann zu ca. 2 μ langen Stäbchen streckt, die noch wachsen können und bis zu 4 μ langen Fäden werden. Auch kann, was aber äusserst selten ist, der Ring in zwei oder drei Teilstücke zerfallen, die dann wiederum sich strecken und verlängern. Eine Zweiteilung im ersten Fall und eine seltenere gleichzeitige Vielteilung mit Hilfe gekörnter Fäden im zweiten Fall, das ist kurz zusammengefasst der Umwandlungsprozess der Makro-

somen im Dotter. Er arbeitet, und diese Konsequenz ist theoretisch wichtig, auf eine Vermehrung ihrer Substanz, nicht auf eine einfache Verkleinerung hin. Das geht am deutlichsten und einwandfreiesten aus dem Wachstum jener Stäbchen hervor, die aus Ringen entstanden, deren Durchmesser nur 0,8—0,9 μ beträgt. Eine einfache Streckung des Ringes würde noch immer nicht, wenn man sie mathematisch berechnete, eine Länge von 4 μ ergeben. Es muss die Substanz der Makrosomen die Eigenschaft besitzen, zu assimilieren und wachsen zu können. Ein Zerfall kann die Umwandlung der Makrosomen in die kleineren Plasmosomen nicht sein. Für die allgemeine Auffassung dieser Gebilde im Protoplasma ist das Rechenexempel von ausschlaggebender Bedeutung. Ungleichmässig scheint die Teilung und Vermehrung der Makrosomen und ihrer Abkömmlinge im Dotter vorzuschreiten. Zur Zeit der ersten Richtungskörperchenbildung (Fig. 39) und dann wieder, wenn das zweite Richtungskörperchen ausgestossen und der weibliche Vorkern entstanden (Fig. 48), ist bei dem Wurm α eine reichlichere Menge von langen roten Fäden im Dotter zu beobachten. Dann finde ich noch viele, aber schon kürzere Fäden und Stäbchen in der Periode, in welcher die beiden Vorkerne zentriert werden und der bis dahin prädominierende Granulahaufen der Eimitte definitiv zerstreut wird (Fig. 43 und schon weniger Fig. 44). Später und zur Zeit der Furchung sind die roten Stäbchen kaum noch zu finden. Hier herrscht anscheinend die Zweiteilung der spermiogenen Plasmosomen vor. Wüsste man, welche Form der Makrosomenteilung schneller verläuft, ob die Zweiteilung oder die gleichzeitige Vielteilung es ist, so würde man aus dieser Figurenreihe Rückschlüsse auf ungleich schnelle Perioden in ihrem ganzen Prozess ziehen können. Die Eier anderer Würmer verhalten sich etwas anders wie die des Wurmes α. Bei ihnen finden sich kurze Stäbchen und Körnerfäden relativ früh. Schon während ihrer Ausstreuung selbst werden die Makrosomen zu solchen Gebilden umgeformt. Bei weiteren Würmern ist diese Phase schon auf dem Stadium der Fig. 37 zu sehen. Während sonst nur ausgestreute Makrosomen die zentrale Körnerkugel bevölkern, ist jetzt ein buntes Gemisch von Makrosomen, Stäbchen, Körnerfäden und ihren kleinsten Derivaten vorhanden. Bei dem zuerst beschriebenen Typus, wie er fast rein bei dem Wurm α zu finden ist, würden zwei

Perioden aufeinander folgen, die allerdings nicht ganz scharf getrennt sind, eine Periode der Ausstreuung der Makrosomen und eine solche ihrer Teilung und Vermehrung. Bei den zuletzt beschriebenen Eiern dagegen wären beide Perioden zu einem mehr untrennbaren Abschnitt vereinigt.

Typus B. Dieser zweite Typus ist der häufigste von beiden. Zwei seiner Phasen sind in den Figuren 35 und 36 illustriert, welche ungefähr der Fig. 31 vom ersten Typus entsprechen. Nur ist die Fig. 35 etwas nach ihr zu rangieren, welche ausserdem zum Unterschied die Spermie vom Kopf her gesehen zeigt. Folgende Stadien gehen der Fig. 35 vorher. Sobald die Spermie in dem zentralen Granulahaufen eingedrungen liegt, zeigt sie wie die der Fig. 30 aus der A-Reihe ebenfalls viele kleine schwarze Granula und ausserdem, das ist abweichend, in ihrem Kopf eine Anzahl roter Körner, die kleiner und ungefähr nur ein Viertel so gross höchstens sind wie die Makrosomen, von denen einzelne oval oder leicht in der Mitte eingeschnürt erscheinen. In einem einzigen Ei, in einem ganz seltenen Fall also, habe ich beobachtet, dass ausser einer Anzahl von Makrosomen und mehreren kleineren roten Körnern zahlreiche glatte oder gekörnte Fäden und Stäbchen, von welchen die längsten ca. 2,5 μ lang waren, in der Spermiengrundsubstanz entwickelt lagen. Weiter finde ich in anderen Eiern von fast gleichem Stadium solche kleineren roten Granula auch im Schwanzteil neben den Makrosomen gelegen. Im Umkreis der Spermie liegen jetzt verschieden zahlreiche, ausgestreute Makrosomen. Während auf der Fig. 30 der A-Reihe zu dieser Zeit z. B. 19 Makrosomen im Dotter verteilt liegen, zähle ich in gleich dicken Eischeiben nur 2, 3, 5 und höchstens 9 solcher groben Granula. Auch eine Anzahl kleiner roter Granula, die aber mit den schwarzen Eigranulis im unmittelbaren Umkreis der Spermie dichter untermischt liegen, sind zugleich mit diesen wenigen und meist weiter ausgestreuten Makrosomen zu finden.

Diesen Stadien folgt die Fig. 35. Viel mannigfaltiger erscheint die rote Granulierung der Spermie ebenso wie diejenige des zentralen Granulahaufens auf den Figuren 31, 33 und 37 der A-Reihe, deren sonstige allgemeine Entwicklungshöhe aber mit ihr ungefähr gleichweit vorgeschritten ist. Im Dotter liegen jetzt, auf eine 12 μ dicke Eischeibe bezogen, 5 ausgestreute Makro-

somen, von welchen zwei dichter bei der Spermie, die übrigen drei dichter am Rand der zentralen Körnerkugel liegen. Hier liegt auch, nur mehr der Mitte zu, ein dickes und etwas gebogenes Stäbchen. Im Spermienkörper selbst sind noch 37 Makrosomen zu zählen (in der Fig. 31 ungefähr ebensoviele, in der Fig. 33 nur noch 26). Den auffälligsten Unterschied, der den Typus B charakterisiert, bilden die vielen kleinen roten Granula, welche einzeln oder gruppiert den Spermienrand erfüllen oder eben über ihn hinaus und etwas weiter schon stellenweise dotterwärts verlagert sind. Zwischen ihnen sind Gruppen schwarzer Eigranula gelegen, die bis zum Spermienkern vorgedrungen sind. Im Rand des Spermienkörpers selbst bilden sie vielfach kleine Gruppen, welche mit entsprechenden der roten Spermiengranula enger untermischt sind. An anderen Stellen des Spermienkörpers sind beide Granulaarten mehr gleichmässig gemischt. Würde man die Verteilung und Anhäufung der in die Spermie eingedrungenen schwarzen Eigranula allein als Grundlage eines Vergleiches wählen, so könnte das Stadium der Fig. 35 nur auf das sonst spätere der Fig. 33 der A-Reihe bezogen werden. Weiter ist, und dieser Umstand vergrössert den Unterschied zwischen der Fig. 35 und den Fig. 31, 33 und 37 der A-Reihe, fast die ganze zentrale Körnerkugel mit ihren schwarzen und gelben Eigranulis usw. von denselben kleinen roten Granulis durchsetzt, die vielfach ein wenig grösser sind wie die schwarzen Eigranula. Hier und da finden sich auch kurze Körnerreihen (in anderen Eiern auch kurze Fäden) und viele Doppelgranula, welche alle durch die gleiche rote Farbe ausgezeichnet sind. U n g l e i c h m ä s s i g ist der zentrale Körnerhaufen von allen diesen spermiogenen Plasmosomen durchsetzt. Reicher sind sie angehäuft im engeren Umkreis der Spermie, wo sie vielfach auffällige Gruppen bilden, die zum Teil mit solchen Gruppen zusammenstossen, welche im Spermienrand oder dicht an seiner Aussenseite gelegen sind. Mehrere kurze Reihen roter Granula führen in radiärer Richtung von dem Spermienrand fort in den Dotter hinein. Spärlicher und ungleich ist die ganze äussere Zone des zentralen Granulahaufens mit den spermiogenen Gebilden angefüllt. Ein weiteres Stadium der gleichen Reihe ist die Fig. 36. In der Spermie liegt noch der Glanzkörper (der in tieferer Ebene befindliche Spermienkern ist nicht eingezeichnet). Viele schwarze Eigranula sind in sie eingedrungen, hier und da in der Nähe

des Glanzkörpers kleine Haufen bildend. Sechs Makrosomen liegen insgesamt in der Dicke des 12 μ starken Schnittes, von denen nur einer noch innerhalb der Spermie liegt. Die übrigen sind im Umkreis verteilt, zusammen mit sehr vielen kleinen roten Granulis, die jetzt zahlreicher wie in der Fig. 35 die ganze zentrale Körnerkugel erfüllen.

Der wichtigste Unterschied zwischen den beiden Figuren 35 und 36 betrifft also die Menge und Verteilungsweise der kleinen roten spermiogenen Granula. In der Fig. 35 war die Randzone der zentralen Körnerkugel im Gegensatz zur ganzen inneren nur spärlich mit kleinen roten Granulis erfüllt; dieser Unterschied ist in dem folgenden Stadium der Fig. 36 ganz erheblich und stellenweise sogar fast völlig verschwunden. Und während dort in jenem Randgebiet nur selten eine Gruppe kleiner roter Granula sich findet, ist hier fast überall eine derartige Häufung vorhanden. Auffällig ist weiter der ganze Rand des Spermienkörpers. Ein Kranz von kleinen roten Granulis erfüllt ihn dort, wo früher im Stadium der Fig. 35 noch eine Summe von Makrosomen im Halbkreis gelagert war. Und gleichmässiger lösen sich jetzt viele kleine Gruppen roter Körnchen vom Spermienrand ab, die überall in den Dotter hineinführen und dadurch jenen anfänglichen Gegensatz in der Verteilungsweise aller spermiogenen Plasmosomen ausgeglichen haben, welcher in der Fig. 35 noch vorherrschte.

Die Verteilung der spermiogenen Plasmosomen schreitet dann in der Folge so fort, dass bald jeder Unterschied zwischen dem Typus A und B aufhört. Vereinzelte Makrosomen, zwei bis vier an der Zahl, finden sich beim Typus B noch auf dem Stadium der Fig. 38 und 39, wo sie genau so wie hier in den oberflächlichen Zonen des Dotters liegen. Hieraus ergibt sich, dass auch beim Typus B vereinzelte Makrosomen die ganze Tiefe des Dotters passieren, ohne aufgeteilt zu werden. In späterer Zeit, welche die Figuren 40 und 41 illustrieren, finde ich sehr oft keine unveränderten Makrosomen mehr im Dotter, während auf beiden Figuren immer noch einzelne grobe Granula (in der Fig. 41 z. B. noch drei im zentralen Granulahaufen, zwei dicht daneben und einige weitere mehr oberflächlich) unverändert anzutreffen sind. In anderen Eiern der B-Reihe, die keineswegs selten sind, gibt es dagegen auch noch zu dieser Zeit eine nicht erheblich geringere Zahl unverändert gebliebener Makrosomen. In den folgenden

Stadien gibt es endlich überhaupt keinen derartigen geringen Unterschied mehr zwischen den Eiern der A- und der B-Reihe.

Was wäre das wesentliche Unterscheidungsmerkmal zwischen beiden Typen? Nur eine ungleich schnelle Umwandlung und Aufteilung der Makrosomen der Spermie. Bei dem Typus A, dem Typus der langsameren Teilungsweise, werden alle Makrosomen erst im Dotter zu kleineren Granulis vervielfältigt, nachdem sie von der Spermie her ausgestreut worden sind. Bei dem Typus B dagegen beginnt der gleiche Prozess schon innerhalb der Spermie, ohne allerdings alle Makrosomen zu ergreifen. Es kommt auch hier vielfach — auf dem Stadium der Fig. 35 schwankt z. B. bei den einzelnen Eiern die Zahl der ausgestreuten Makrosomen zwischen 3 und über 20 — erst innerhalb des Eidotters zur Makrosomenteilung. Ein gewisser Unterschied besteht ferner in der Art und Weise der Aufteilung. Bei dem ersten Typus ist der Vorgang der Stäbchen- und Fadenbildung häufiger anzutreffen wie bei dem zweiten. Es herrscht anscheinend, aber keineswegs ausschliesslich, bei dem Typus B die Zweiteilung vor. Verglichen mit den übrigen Vorgängen im Dotter würde danach dieser letztere Modus der am schnellsten verlaufende sein. Bei beiden Typen endlich ist andererseits der Beginn der Makrosomenumwandlung ungefähr der gleiche. Sobald die Spermie sich zentriert, beginnt auch dieser für das Schicksal der Makrosomen wichtige Prozess, gleichviel ob er sie im Dotter nur ausstreut oder sie zugleich sich zu teilen zwingt. Immer jedoch ist zu dieser Zeit eine Summe von Eigranulis in den Spermienkörper eingedrungen. Sollte etwa dieser letztere Prozess, der so regelmässig den Spermienkörper ergreift und zerklüftet, die unmittelbare Ursache sein für den ganzen Beginn der Makrosomenumwandlung? Wenn, wie ich vermute, der Einfluss des Eiprotoplasmas auf das Spermioplasma es ist, welcher die Spermienmakrosomen zu ihrer Entwicklung anregt, so verliert der Unterschied zwischen den beiden Typen, der zunächst so befremdlich erscheinen könnte, das meiste von seinem Gegensatz. Gewiss, es beginnt beim Typus B die Sonderentwicklung der Makrosomen innerhalb des Spermienkörpers und schreitet auch eine Strecke weit in ihm vor. Das wäre aber dann nur etwas Äusserliches. Denn es ist auch in diesem Fall zuvor Eisubstanz und eine Menge von Eigranulis in das Spermioplasma eingedrungen.

Wer vermag auszuschliessen, dass dieser Vorgang nicht eine Summe chemischer und fermentartig wirkender Kräfte auslöst? Erst eine weitere Frage wäre es, ob nicht ausserdem die Entwicklungsenergie der verschiedenen Spermien und die Qualität ihrer Makrosomen bei beiden Abarten des sonst gleich gerichteten Prozesses ungleich mit im Spiele ist. Hierauf könnte der Umstand hinweisen, dass dem Ablauf der Phasen nach zu urteilen beide Typen nur die ungleich schnell verlaufenden Teilungs- und Vermehrungsvorgänge an demselben Gebilde bedeuten.

Der Schlussverlauf der Makrosomenaufteilung ist einheitlich. Unterschiede, welche sich an die der beiden Typen A und B anschliessen könnten, habe ich nicht mehr konstatieren können. Er gestaltet sich ungefähr vom Stadium der zweiten Richtungsspindel an folgendermaßen im einzelnen und zeigt sich abhängig von gewissen allgemeinen Bewegungen und Strömungen, die von nun an in wechselnder Richtung im Dotter des Eies auftreten. Sie sind es, welche für den letzten und grossen Hauptabschnitt der Befruchtung wichtig werden, da er das definitive Schicksal des Spermioplasmas, die Bildung und Differenzierung der beiden Vorkerne und endlich den Beginn der Furchung herbeizuführen und zu bestimmen hat.

An die Figuren 37 und 36 aus der A- und B-Reihe schliesst sich eine Periode an, in welcher eine allgemeine zentrifugale Bewegung im Dotter immer mehr vorherrschend wird. Während sie bisher in der Hauptsache nur die Makrosomen oder ihre Derivate zugleich vertrieben hat, ergreift sie jetzt auch den bis zu diesem Moment für die Eimitte so charakteristischen dichten Granulahaufen, wie ihn die Figuren 36 und 37 noch zeigen, und breitet ihn im ganzen Querschnitt des Dotters bis zur oberflächlichen Zone hin ziemlich gleichmässig aus. Fast völlig ist er in der Fig. 38 verschwunden.

Die Spermie selbst ist in der Eimitte eingestellt geblieben. Aber fast alle Eigranula sind bis auf 20 höchstens aus ihrem Protoplasmaleib wieder entfernt worden. Im Spermienkörper der Fig. 37 sind noch weit über 100 enthalten. Zählt man die schwarzen Eigranula aus, so hat die Fig. 37 über 1300, die Fig. 38 über 1400 solcher Plasmosomen in Scheiben von 5 μ Stärke. Das ist eine Differenz, welche so gering ist, dass sie innerhalb der Fehlerquellen bleibt. Wenn man nicht eine ge-

ringe Vermehrung der schwarzen Eigranula annehmen will, so wird man jedenfalls mit keinem Untergang derselben rechnen dürfen. Aus der Strukturdifferenz beider Figuren ergibt sich also auf Grund dieser Zählung, dass in der Tat eine vorherrschende und allgemeine zentrifugale Strömung die Teile des zentralen Haufens auseinandergetrieben und im Eidotter verteilt hat, Eigranula und Makrosomen, sowie die glänzenden Dotterkügelchen, welche die besonderen Figuren 52 und 53 illustrieren. Eine aufmerksame Betrachtung der Fig. 38 zeigt übrigens, dass die Granula nicht beliebig von der Spermie fort und aus der Dottermitte heraus und durcheinander bewegt worden sind. Sie halten, wenn auch nicht in so dicht gedrängten Reihen wie bei den Figuren 32 und 34 im allgemeinen doch eine radiäre Richtung ein. Das ist ein weiterer Hinweis, dass in der Tat eine derartig postulierte Bewegung im Dotter sich durchgesetzt hat. Wer will, mag auch die Ausstossung des ersten Richtungskörperchens und die Umwandlung der hyalinen Dotterkugeln zur inneren Perivitellinhülle mit auf einen solchen allgemeinen Prozess im Ei zurückführen. Dann gehörte auch schon die Ausstossung und der Transport des Glanzkörpers im gegebenen Fall hierher, nur dass er ebenso wie die Makrosomenausstreuung schneller vor sich geht. Denn auf der Fig. 52 liegt bereits der Glanzkörper dicht neben der ersten Richtungsspindel an der Dotteroberfläche, während die zentrale Körnerkugel noch zusammengeblieben ist.

Die Fig. 38 ist der A-Reihe entnommen. Würde man sie entsprechend mit zahlreichen kleinen roten Granulis bevölkern, die nur in Fortsetzung der Fig. 36 der B-Reihe weiter vertrieben worden wären, so wäre das der Zustand der Makrosomenaufteilung und Verteilung, wie er auf meinen Präparaten zu sehen ist. Auch für die B-Reihe gilt in diesem Stadium, dass die oberflächliche Zone des Dotters noch bedeutend ärmer ist an den kleineren roten spermiogenen Plasmosomen, wie sein Zentrum.

Welcher Art sind die Granula des ersten Richtungskörperchens? Überwiegend enthält sein Protoplasma nur Eigranula und zwar mehr gelbe wie schwarze. Nur sind im ersten Richtungskörperchen der Fig. 38 mehr schwarze Protoplasmagranula enthalten, als sie angibt, da sie verdeckt unter seinen beiden Chromosomen liegen. Ganz selten habe ich ein erstes Richtungskörperchen gefunden, in welchem ein einziges oder noch

ein zweites (nie mehr) rotes Granulum von kleiner Grösse eingeschlossen lag. Hiermit stimmt überein, dass sich nur ausnahmsweise am Rand der ersten Richtungsspindel ein rotes Granulum anlagert. In der Regel ist, wenn diese sich an der Dotteroberfläche einzustellen anschickt, der Aufteilungs- und Ausstreuungsprozess der spermiogenen Granula noch nicht so weit vorgeschritten, dass er auch dieses Randgebiet des Dotters schon ergriffen hätte.

Eine entgegengesetzte Strömung, eine zentripetale, beginnt nun im Dotter sich bemerkbar zu machen (Fig. 39). Sie hat die Eigranula ergriffen, zum kleinen Teil auch die glänzenden Dotterkügelchen und wiederum um die zentriert gebliebene Spermie zusammengehäuft. Dass auch die ausgestreuten Makrosomen und ihre Teilgranula wieder zu der Eimitte hin zurückgeführt werden, habe ich nicht feststellen können. Vergleicht man z. B. bei der Fig. 39 den Gehalt der oberflächlichen Dotterzone an rot gefärbten Plasmosomen mit dem der Fig. 38, so ist hier keine Abnahme, sondern eher eine Zunahme zu sehen. Immerhin ist aber dem früheren Stadium noch entsprechend das Dotterzentrum reicher an roten Plasmosomen. Es bedeutet also jetzt die Ausbreitung der spermiogenen Plasmosomen eine Ausnahme von dieser letzteren und entgegengesetzten Bewegung, deren Intensität noch zunimmt und einen zweiten grossen Körnerhaufen im Zentrum des Eies entstehen lässt (Fig. 40). Während der Periode der zweiten Richtungskörperbildung ist dementsprechend wiederum wie zur Zeit der ersten ein auffälliger Gegensatz zwischen einem zentralen Körnerhaufen und einer granulaärmeren Dotterrinde ausgeprägt. Bemerkenswert ist weiter, dass eine sehr deutliche radiäre Struktur, an welcher aber in diesem Fall mehr die auch im lebenden Ei zu sehenden fädigen Anteile des Eiprotoplasmas als seine Granula oder die von der Spermie her verteilten beteiligt sind, die ganze Dicke der oberflächlichen Dotterzone durchzieht. Hier ist jetzt die zweite Richtungsspindel eingestellt und zum Unterschied von der Spindel des ersten Richtungskörperchens von roten spermiogenen Plasmosomen besetzt, die sogar hier bei diesem Ei besonders reichlich sind. In anderen Eiern sind mehr schwarze Eigranula vorhanden. Die Hauptmenge bilden immer die gelben Eigranula. Welche Strömungen und Verschiebungen in dem relativ grossen Körnerhaufen des Eies zur

Zeit der zweiten Richtungskörperbildung (Fig. 40) herrschen, lassen meine Granulapräparate nur zum Teil beurteilen. Seine morphologische Zusammensetzung ist dagegen klar zu erkennen. Er ist abgesehen von den glänzenden Dotterkügelchen (Fig. 54 und 55) ein buntes Gemisch von roten, schwarzen und gelben Plasmosomen. Im allgemeinen und gleichviel ob es sich um Eier der A-Reihe oder der B-Reihe handelt, hat er hierin eine gewisse Ähnlichkeit mit dem viel früheren Stadium, welches die Fig. 36 aus der B-Reihe illustriert. Nur sind in ihm immer noch eine Anzahl grober roter Granula enthalten, von denen fünf sicherlich trotz einer gewissen Grössenabnahme den früher ausgestreuten und noch nicht aufgeteilten Makrosomen entsprechen. Sonst ist aber ihre Zahl sehr verschieden in den einzelnen Eiern. Beim Wurm Nr. 15, auf den ich weiter unten bei Besprechung der Literatur noch zurückkommen werde, finden sich in manchem Ei zu dieser Zeit noch 15 unveränderte Makrosomen, beim Wurm Ia und 37 dagegen überhaupt keine mehr, obgleich alle drei Würmer dem Anfang der Makrosomenausstreuung nach zu urteilen der A-Reihe angehören.

Folgendes unterscheidet die Zusammensetzung des zentralen Körnerhaufens der Fig. 40 von derjenigen der Fig. 36. Er ist ärmer an kleinen roten Granulis. Auch liegen ihre Gruppen viel weiter voneinander entfernt. Für beides ist die Ursache die weitere Verteilung der spermiogenen Gebilde im Eidotter gewesen. In der Fig. 36 sind noch alle auf den Umkreis der zentralen Körnerkugel beschränkt, in der Fig. 40 dagegen bis an die Oberfläche des Dotters hin ausgestreut. Für die Spermie selbst bedeutet dieser Zeitabschnitt sehr viel, die Trennung des Spermienkerns von dem Plasmaleib, welcher schon vorher alle Makrosomen oder ihre letzten Derivate abgegeben hatte und nur noch wenige Eigranula in den oberflächlichen Buchten seiner ausgezackten Substanz beherbergt. Bemerkenswert ist es wiederum, dass die Trennung auf Grund einer zentrifugalen Bewegung erfolgt, welche beide Anteile ungleich ergreift und den Kern bis an den Rand des Spermienleibes führt. Die weitere Trennung verläuft dann etwas verschieden. Ganz selten habe ich gefunden, dass der Plasmakörper der Spermie im Zentrum des Körnerhaufens liegen bleibt. Meistens rückt auch er etwas aus der ganzen Mitte heraus, soweit wie in der Fig. 40. Seine Ver-

lagerung hat im nächsten Moment der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers noch ein wenig zugenommen (Fig. 55). Der Spermienkern wird dabei weiter fortgeführt bis an den Rand des zentralen Körnerhaufens oder sogar über ihn hinaus. Zugleich wird er differenziert. Er ist bis jetzt (Fig. 40, 63 a) kompakt gewesen trotz eines verschieden weit gehenden Formwechsels, welcher seit der Zeit der ersten Richtungsteilung ihn vorübergehend lappig oder gewunden machen kann. Nun wird eine Kernmembran, ein hellerer Kernsaft, ein Kerngerüst und die Form der Chromosomen entwickelt (Fig. 63 b und c). Jetzt hat auch sein Volumen deutlich zugenommen (Fig. 63 c), das weiterhin immer mehr zu der Grösse des männlichen Vorkernes anschwillt (Fig. 63 d). Inzwischen und parallel zu diesen Vorgängen an der Spermie ist die erste Richtungsteilung zu Ende geführt und die Bildung des weiblichen Vorkernes eingeleitet worden (Fig. 63 d), dessen kleineres Volumen und dessen oberflächliche Lage im Dotter ihn auffällig unterscheiden lässt. Einen Unterschied zeigt die Granulierung des zweiten Richtungskörpers zu derjenigen des ersten. Fast durchweg sind rote Granula in ihm enthalten, deren Zahl allerdings sehr variabel ist.

Die letzte Verteilung der Makrosomenderivate durchläuft in der Periode der Vorkerne eine sehr charakteristische Reihe von Phasen, die offenbar mit neuen Bewegungsvorgängen im Dotter zusammenhängen, welche nicht nur die Menge der Eigranula und der glänzenden Dotterkügelchen hin und her verschieben, sondern auch den Stellungswechsel der beiden Vorkerne beeinflussen und beherrschen (Fig. 41—45 und 55—58).

Ein Vergleich der Figuren 40 und 41 zeigt, dass der zentrale Körnerhaufen kleiner und dichter geworden ist, und dass die Menge der spermiogenen roten Granula erheblich zugenommen hat. Denn sie bilden jetzt auffällige und zahlreichere kleine Gruppen. Die Eimitte bedeutet wiederum die Stelle einer lebhaften Vermehrung dieser Spermienderivate. Zweitens ist der Gehalt der granulaärmeren Dotterrinde an solchen Gebilden grösser geworden. Da hier viele rote Stäbchen vorhanden sind und hier und da auch Gruppen kleiner roter Granula liegen, so ergibt sich, dass auch hier wie in früheren Zeiten eine Reihe von Teilungen der Plasmosomen eingesetzt hat. Selten habe ich in diesem Stadium — und das bedeutet eigentlich eine Ausnahme — auch

schwarz gefärbte Körnerfäden beobachtet. Zum grossen Teil ist aber sicherlich die Zunahme der oberflächlichen Dotterzone an roten Plasmosomen auf einen Ausgleich zwischen dem granulareicheren Zentrum des Eies und seiner granulaärmeren Rinde zu beziehen. auf die zentrifugale Verteilung also der in jenem Gebiet gelegenen und auch hier vermehrten Spermienderivate. Das geht nicht nur aus der Fig. 41 hervor, welche fast den ganzen Rand des zentralen Körnerhaufens mit verschieden weit entfernten Gruppen roter Körner besetzt zeigt, sondern aus dem Vergleich der Fig. 54, 55 und 56, welche für die glänzenden Dotterkügelchen eine sehr deutliche zentrifugale Verschiebung verraten. Man wird sogar aus der eigentümlichen inneren Aufhellung der zentralen Körnerkugel entnehmen müssen, dass aus seiner innersten Mitte heraus eine Quelle für derartige Strömungen fliesst, und dass diese es gewesen ist. welche den Spermienkörper aus dem Spermienkern herausgeführt hat, so dass nun auf der Fig. 41 beide Gebilde. der Plasmaleib der Spermie und der entwickelte männliche Vorkern am Rand der zentralen Körnerkugel liegen.

Das nächste Stadium der Fig. 42 zeigt eine Verdichtung des Granulahaufens, der aber bereits ein wenig aus seiner vorherigen zentralen Lage gerückt ist, und weiter eine Näherung der beiden Vorkerne, zwischen welchen in diesem Fall der Plasmaleib der Spermie gelegen ist. Ein drittes Ereignis ist die zunehmende Granulierung der Dotterrinde mit roten und schwarzen Plasmosomen. Das bedeutet den nun schneller sich abspielenden Ausgleich zwischen dem Granulagehalt der Dottermitte und der Dotterrinde. Eine vierte Veränderung sind die hellen Vakuolen im Dotter, deren Zahl von nun an immer mehr zunimmt (Fig. 43 bis 45). Da zugleich die Zahl der glänzenden, osmierbaren Dotterkügelchen abnimmt, so lässt sich wohl vermuten, dass diese in jene umgeändert werden. Eindeutig ist jedoch diese Schlussfolgerung nicht. Denn es steigert sich gerade von dieser Zeit an die Undurchlässigkeit der Eischale für das Chromosmiumgemisch in ganz erheblichem Grade.

Nun erfolgt die Auflösung des Körnerhaufens (Fig. 43) und eine ihr völlig entsprechende Verteilung der Granulamengen (Fig. 44), welche er bisher zusammengehalten hat. Ein Rest von ihm ist noch in der Fig. 44 zu sehen. Je mehr er aber verschwindet, um so näher rücken die beiden Vorkerne aufein-

ander zu und in die freigewordene Mitte des Dotters hinein (Fig. 45, 56 und 57). Beide Bewegungen, die zentrifugale der Granulamengen jenes Körnerhaufens und die entgegengesetzt gerichtete der Vorkerne, haben sicherlich einen unmittelbaren Zusammenhang untereinander.

Sehr eindringlich zeigt die Reihenfolge der Figuren 42—45 die Bedeutung der ganzen Prozesse für die definitive Verteilung der Makrosomenderivate. In dem Stadium der Fig. 42 besitzt der eben dezentrierte Körnerhaufen noch eine Summe roter spermiogener Granulagruppen mehr für sich. Auf der Fig. 43 sind die gleichen Gruppen schon sehr auseinander getrieben. Immerhin gibt es noch zur Zeit der eingestellten Vorkerne (Fig. 44) im Zentrum des Eies eine etwas grössere Menge solcher Elemente. Von dem Stadium der Fig. 45 an ist jedoch dieser Unterschied definitiv aufgehoben. Das ist offenbar der Sinn des ganzen Protoplasmaprozesses dieser Periode, die aufgeteilte und vermehrte Substanz der Spermienmakrosomen nicht nur sehr fein, sondern auch gleichmässig im Dotter des befruchteten Eies auszubreiten.

In der Folge wird das Resultat der engen Durchmischung spermiogener und oogener Plasmosomen nicht beseitigt oder von Grund aus geändert. Es bleibt dieser Protoplasmazustand zur Zeit der Bildung des Zentralapparates und der dann anschliessenden Periode der Furchung (Fig. 46 a und b) bestehen. Es treten nicht einmal auffällige Verschiebungen ein. Den Komplex orangefarbener Granula, der im Stadium der Fig. 45 im Zwischenwinkel der Vorkerne auftritt, rechne ich nicht ohne weiteres zu den Derivaten der Spermienmakrosomen. Und ebenfalls zähle ich nicht zu dieser Gruppe die radiär geordneten und gleichfalls orangefarbenen Granula, welche um die Zentrosomen des Muttersternes (Fig. 46 a) und diejenigen der beiden ersten Blastomeren in radiärer Weise angeordnet sind. In einem gewissen Umkreis folgen erst die rot und schwarz gefärbten Plasmosomen, deren Herkunft die ganze bisherige Untersuchung aufzuklären versucht hat.

Das Schicksal der Spermiengrundsubstanz und ihrer Mikrosomen.

Was aus der Grundsubstanz des Spermioplasmas und den in ihr eingeschlossenen Mikrosomen wird, diese Frage zu beant-

worten, bedeutet zugleich die Lösung eines ganz besonders schwierigen Problems der Mikrotechnik. Denn es sind die Spermienmikrosomen sehr feine Granula und bei weitem nicht so different gegenüber meinen Färbungen wie die Makrosomen der Spermie und ihre Derivate. Sie zeigen andererseits bei vielen von mir angewandten Beiz- und Differenzfärbungen eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit dem Verhalten der Mikrosomen des Eiprotoplasmas. Eine Hauptschwierigkeit bildet jedoch die Undurchlässigkeit der Eischale für viele Fixierungsmittel. Sie ist es hauptsächlich gewesen, welche bisher verhindert hat, die Substanz aller Spermienmikrosomen gleichmässig durch eine besondere Fixierung für Differenzfärbungen vorzubereiten. Die Altmannsche Granulamethodik reicht für diese Seite des Problems nicht aus. In der ersten Hälfte des Befruchtungsprozesses hat mir die Kresylviolettfärbung bei bestimmter Konservierung ausreichende Resultate geliefert, für die zweite Hälfte, für die so wichtige Periode der Vorkerne, wird sie unsicher und versagt bald völlig. Hier bin ich mit einer komplizierten Differenzierung von Molybdänhämatoxylinfärbungen einen kleinen Schritt vorwärts gekommen.

Die feine Zerklüftung und Zerteilung der Spermiengrundsubstanz führte in der Periode der ersten Richtungskörperbildung zu jenem strahlenförmigen Gebilde, welches (Fig. 25) in einem metachromatisch gefärbten blauen Hof lag und feine bis gröbere Partikel abstiess, die in dem Protoplasmanetz des Eidotters sich verteilten. Die kleinsten dieser abgestossenen Partikel sind so fein schon wie die Mikrosomen selbst, welche in den früheren Stadien in den Knotenpunkten der vakuolisierten Spermiengrundsubstanz liegen. Die grösseren und grössten Partikel können es nicht mehr sein. Sie müssen abgestossene Teile der allgemeinen Grundsubstanz sein. Und hiermit stimmt überein, dass in denselben noch kleine dunkler gefärbte Granula von der Feinheit der Spermienmikrosomen zu sehen sind (Fig. 25). Während der ersten Richtungsteilung führt der Umkreis aller dieser abgestossenen Teilchen nicht über den Umfang des zentralen Körnerhaufens wesentlich hinaus. Er bleibt sogar in den meisten Eiern mehr oder weniger hinter ihm zurück. An der ersten Richtungsspindel liegen sehr oft kleine Brocken von solcher Herkunft. Zum Unterschied von den blauvioletten Chromosomen sehen sie rein violett und rotstichig aus. Die ersten Brocken finde ich am

inneren Pol der Richtungsspindel auftreten. Dann werden sie zum Teil verschoben und geraten an den oberflächlichen Pol. Ist das erste Richtungskörperchen abgestossen, so sind auch solche spermiogenen Partikel mit ihm wiederum aus dem Dotter entfernt.

Dieser Verteilungszustand ist geändert, sobald das zweite Richtungskörperchen sich einzustellen beginnt. Nun erscheint der ganze Bezirk des Dotters von kleinsten dunkelviolett gefärbten Körnchen und grösseren Partikeln aber in ungleicher Weise durchsetzt. Alle sind eingelassen in dem zu dieser Zeit deutlich radiär geordneten Protoplasmanetz des Eies (Fig. 62). Und immer noch lassen sich in diesen grösseren Grundsubstanzpartikeln jene feinsten Granula nachweisen. Die Gestalt der Spermie, welche in der Eimitte liegen geblieben, ist dagegen eine ganz andere geworden. Die meisten ihrer früheren und so zierlichen und fein verästelten Radiärfortsätze sind verschwunden. Sie sind sicherlich wenigstens zum grossen Teil in die abgestossenen Spitzen allmählich erschöpft worden, welche sich im Dotter weit verteilt haben. Nur scheint mir ihre Gesamtmasse kleiner zu sein wie der frühere verästelte Rand des Spermienkörpers. Vielleicht ist doch ein Teil schon im Dotter aufgelöst oder verändert worden und nicht mehr färbbar geblieben. Oder es ist diese Differenz in der Rechnung ein Fehler der Methodik. Jedenfalls ist ein Teil der fein zerlegten Spermiengrundsubstanz und ihrer Mikrosomen zu dieser Zeit noch nachweisbar. Der Spermienkörper, in dem der Kern meistens sehr unregelmässige und wechselnde Formen angenommen hat, ist zum Unterschied von der Fig. 25 viel rundlicher geworden und nur mit wenigen und feinen Spitzen besetzt. Deutlicher wie vorhin zeigt sich die Menge der feinsten Granula in seiner heller gefärbten und aufgelockerten Grundsubstanz. Ein schmälerer und weniger intensiv gefärbter blauer Hof umgibt jetzt die Spermie. Der Spermienkörper scheint grösser zu sein wie der unverästelte Teil des Spermienleibes auf der Fig. 25. Eindeutig ist diese Differenz nicht. Sie könnte darauf beruhen, dass der Körper der verschiedenen Spermien von Anfang an ungleich gross ist. Jedenfalls kann sie keinen Anlass geben, auch nur zu vermuten, dass jene Radiärfortsätze etwa kontraktil wären und wieder eingezogen worden sind. In der Fig. 25 war im Umkreis des blau gefärbten Spermienhofes sonst der ganze

Protoplasmakörper des Eies kaum oder höchstens nur sehr schwach bläulich gefärbt. Demgegenüber hat in dem Stadium der Fig. 62 eine deutliche metachromatisch rötliche Färbung eingesetzt. Dieser Farbumschlag bleibt in der Zeit der zweiten Reifeteilung und in der Periode der Vorkerne bestehen und gilt auch für den ganzen Abschnitt der Furchung und weiterhin, so dass das Protoplasma der Blastomeren und ihrer Abkömmlinge in einem sogar noch gesteigerten roten Farbton sichtbar werden. Der Spermienhof bildet sich dagegen bald, schon in der Periode der Vorkerne, zurück.

Mit der Einstellung der zweiten Richtungsspindel ungefähr beginnt ein zweiter Abschnitt in dem Aufteilungsprozess der Spermiengrundsubstanz. Will man den zwischen beide Abschnitte eingeschobenen und relativ kurz dauernden Zustand, welchen die Fig. 62 am Spermienkörper zeigt, als eine Ruheperiode für ihn bezeichnen, so würde jetzt der Aufteilungsprozess von neuem aufflackern und ihn ergreifen. Viel gröber als in dem ersten verläuft die Zerteilung der Grundsubstanz in dem zweiten Abschnitt, welcher die ganze Zeit der zweiten Reifeteilung überdauert und weit in die Periode der Vorkerne hinein sich ausdehnt. Der rundliche Spermienkörper bekommt von neuem eine Anzahl radiärer Fortsätze, die zunächst als kurze dicke Buckel ausgestreckt werden. Dann verlängern sie sich und zerfallen in eine Summe von ovalen, runden oder auch zugespitzten Gebilden, die im zentralen Dotterbezirk ausgestreut werden und eine grössere Menge von Spermienmikrosomen mit sich führen. Von diesen Prozessen zeigt die Fig. 63 ein sehr instruktives Stadium. Zu den vielen feinen und fast überall nur noch punktförmigen spermiogenen Partikeln der früheren Epoche sind eine Anzahl groser und weniger dunkel gefärbter Gebilde hinzugekommen, die entweder als runde und längliche Einzelkörper schon verteilt worden sind oder am Spermienleib als eben abgestossene und sich noch abstossende Fortsätze zu sehen sind. Die meisten der abgestossenen Plasmakörperchen liegen im Randgebiet der zentralen Körnerkugel verteilt. Einzelne sind in die oberflächliche Zone des Dotters hinein vorgeschoben. Sind die beiden Vorkerne (Fig. 63) noch weit voneinander entfernt, so bildet im gegebenen Fall der Spermienkörper, welcher viel kleiner geworden ist, jenes so wechselnd gestaltete und meistens unregelmässig gelappte Gebilde, welches neben dem

männlichen Vorkerne (Fig. 41, 63) angeschmiegt liegen bleiben oder infolge jener vorhin beschriebenen Dezentrierungsprozesse weiter von ihm fortgeführt werden kann (Fig. 57, 56). Auf den Granulapräparaten kommt die Gestalt dieses kernfrei gewordenen und reduzierten Spermienkörpers nicht völlig zum Ausdruck. Vor allem bleibt die ganze verteilte Menge seiner ausgestreuten Partikel, mögen sie von früher her feiner oder wie jetzt meistens gröber ausgefallen sein, vielfach im Verborgenen. Erst die sauren Fixierungsmittel stellen zum Unterschied vom Altmannschen Chromosmiumgemisch den Reichtum derselben und den Umfang ihrer Verteilung dar. Einen wesentlichen Unterschied habe ich jedoch zwischen dem neutralen Altmannschen Gemisch und einer Reihe saurer Fixierungsmittel (Zenker-Spulersche Flüssigkeit, Pikrinessigsäure, Alkohol-Essigsäure, Alkohol-Chloroform-Essigsäure nicht konstatieren können. Sie für Artefakte zu halten, dafür habe ich diesem entsprechend keinen irgendwie sicheren Anhalt finden können.

Die zweite Garnitur von Spermioplasmapartikeln, die so viel grösser ausfallen wie die der ersten, ist noch lange nachweisbar. Wenn die Vorkerne nebeneinander sich in der Eimitte eingestellt haben (Fig. 64), liegen sie verteilt im Dotter als nun rundlich gewordene Klümpchen. Leicht und sicher lassen sie sich methodisch darstellen. Es muss irgend ein substantieller Unterschied zwischen den Protoplasmen der beiden Geschlechtszellen sein, welcher die selbst dünn verteilten Spermioplasmateile im Ooplasma so deutlich färberisch zu isolieren erlaubt. Sie sind, wie die Fig. 64 zeigt, die einzigen Gebilde ausser dem im Zwischenwinkel der Vorkerne gelegenen Spermienleib, welche im sonst total entfärbten Protoplasmakörper des befruchteten Eies gefärbt geblieben sind. Ein wenig kleiner sehen sie aus wie die gleichen Gebilde der Fig. 63. Ihre feine Granulierung ist dagegen noch dieselbe geblieben. In den folgenden Stadien werden sie dagegen immer blasser färbbar und wohl auch kleiner, als ob sie zerfallen und aufgelöst werden. Sicher ist es nicht. Sie entziehen sich vielleicht nur meiner Methodik und sind nur deshalb in der folgenden Zeit nicht mehr vorhanden. Auffallend ist, dass von den feinsten Spermioplasmapartikeln und ihren Mikrosomen aus der ersten Garnitur viele nachweisbar bleiben. Sie rücken immer mehr aus dem Zentrum des Dotters in seine Rindenschicht hinein, wo sie

sich annähernd gleichmässig, aber locker verteilen. Ganz frei wird jedoch der innere Bezirk auf keinem der folgenden Stadien, von der Zentrierung der Vorkerne an bis zu dem der ersten Furchungsspindel. Ist die erste Furchungsspindel entstanden mit den ihrem Äquator angefügten männlichen und weiblichen Chromosomen, so bilden alle die Spermioplasmaderivate einen lockeren Kranz um sie herum. Eine auch nur geringe Anhäufung an den beiden Polen der Furchungsspindel habe ich in keinem einzigen Ei feststellen können. Nach der ersten Furchungsteilung und weiterhin ist in den Blastomeren (Fig. 70) ein oberflächlich gelegener und sehr lockerer Kranz von feinen Granulis vorhanden, welcher der Lage und dem färberischen Verhalten nach ganz dem zur Zeit der ersten Furchungsteilung entspricht und ebenfalls ungezwungen auf die früheren Stadien (Fig. 62 und 63) zu beziehen ist, nur dass diese Spermioplasmateilchen noch mehr der Oberfläche zu verteilt und angehäuft worden sind. Was zweifelhaft bleiben kann, ist, ob noch die Menge derselben die gleiche oder eine andere geworden. Vermehrt ist sie auf keinen Fall, eher reduziert.

Die Bildung des Zentralapparates.

Als einen Anhang will ich einige Beobachtungen schildern, die ich über das Sichtbarwerden des Zentrosoms und über seine Beziehungen zu den Vorkernen wie zum Protoplasma des befruchteten Eies habe gewinnen können.

Nachdem der Spermienkörper seine zweite und gröbere Aufteilung durchgemacht hat (Fig. 63 u. 64), ist zweierlei zu unterscheiden, die Summe der im Dotter ausgestreuten Spermioplasmaklümpchen und der Spermienrest. Während jene in der zentralen Körnerkugel und dann über ihren Umfang hinaus im Dotter verteilt werden, bleibt der Rest des Spermienleibes, der aber dank dem Ausschlüpfen des zum männlichen Vorkerne sich entwickelnden Spermienkernes kernfrei geworden ist, entweder dicht neben demselben liegen (Fig. 63) oder trennt sich von ihm, um dann seine gesonderten und verschieden weit gehenden Wege im Dotter zurückzulegen (Fig. 55—58). So verschieden auch diese in den einzelnen Eiern von der Eimitte her auslaufen mögen, immer stellt sich der Spermienrest zu einer gegebenen Zeit in einen der beiden Zwischenwinkel ein, welche die inzwischen

nebeneinander in der Eimitte zentrierten Vorkerne begrenzen (Fig. 58—60 u. Fig. 64). Ich will diesen einen Winkel kurzweg als den Zwischenwinkel bezeichnen. Denn in ihm spielt sich eine Reihe von Vorgängen ab, während in dem anderen nichts Auffälliges passiert. An und für sich und vorher etwa lassen sich beide Winkel nicht unterscheiden.

Sehr wechselnd ist in den einzelnen Phasen die zackige Gestalt des Spermienrestes. Andauernd stossen sich kurze Klümpchen ab. Und fortsatzreich ist er auch, wenn er den Zwischenwinkel erreicht hat (Fig. 64). Seine Substanz ist eigentümlich locker. Sie beherbergt nur noch wenige Eigranula (Fig. 45) und eine bei weitem grössere Anzahl feinerer Granula, die ich als Mikrosomen der Spermien auffasse. Auf einem doppelgefärbten Granulapräparate bildet sich nun in der Tiefe des Zwischenwinkels, unterhalb des Spermienrestes ein eigentümlicher und dichter Haufen hellrötlicher oder mehr orangefarbener Granula aus, in welchem die schwarzen Eigranula so gut wie völlig fehlen. Im Umkreis des Spermienrestes sind ebenso wie um die Vorkerne herum rein dunkelrote Plasmosomen etwas zusammengedrängt. Zur gleichen Zeit ist auf besonders entfärbten Molybdänhämatoxylinpräparaten (Fig. 64) eine Besonderheit nachzuweisen. Es liegt in der leicht gerundeten Spitze eines Fortsatzes des Spermienrestes und in einem sehr kleinen ovalen Feld desselben ein auffallend dunkel gefärbtes, sehr kleines und nicht ganz rundes Korn, während sonst überall im ganzen Dotter kein weiteres und so schwarz gefärbtes Granulum zu sehen ist. Die protoplasmatischen Fäden des Dotters strahlen mehr oder weniger deutlich in den Zwischenwinkel hinein. Ob sich zuerst dieses Korn bildet und dann unter ihm der Haufen der orangefarbenen Granula, habe ich nicht völlig entscheiden können.

Was bedeutet dieses Körnchen im Zwischenwinkel? Ein wenig später (Fig. 65) — denn nun sind im Gerüst der beiden Vorkerne und zwar dicht unter ihrer Membran eine Anzahl kurzer chromatischer Stücke gebildet und zum Teil zu etwas längeren Gebilden schon zusammengefügt worden — ist das dunkle Körnchen von jenem Fortsatze abgelöst worden; sehr feine, kaum sichtbare Strahlen gehen von ihm ab, während der Fortsatz zerfallen und der Spermienrest wieder etwas aus dem Zwischenwinkel herausgerückt ist. Im nächsten Stadium (Fig. 66) — es

sind nun in den Vorkernen die chromatischen Stücke länger geworden — ist das dunkle Körnchen ein wenig grösser geworden. Ein jetzt deutlicherer heller Hof umgibt es, den viele feine Strahlen radiär durchziehen. Jetzt ist kein zweifel mehr, dass dieses Körnchen ein Zentrosoma bedeutet. Unter ihm ist eine dichte und sehr matt granulierte Substanz entstanden, welche die Tiefe des Zwischenwinkels ausfüllt, den jetzt die etwas abgeplatteten Vorkerne begrenzen. Ich deute diese matt granulierte Substanz als den orangefarbenen Granulahaufen von vorhin. Wenn das richtig ist, so ist er in dem Zentralapparat eine accessorische Bildung. Der Spermienrest ist noch weiter entfernt worden; er liegt nahe an der Oberfläche des Dotters, wo er im nächsten Stadium sich aufzulösen anfängt und verschwindet.

Folgende weitere Stadien habe ich gesehen: In der Fig. 67 liegen in einem gemeinschaftlichen hellen und länglichen Feld und schief zum Zwischenwinkel zwei Zentrosomen. In der Fig. 68 sind sie weiter voneinander entfernt, jeder zeigt sein eigenes helles Feld und seine Strahlung, zu welcher jetzt auch die deutlicher gewordenen matten grauen Körnchen jener eigentümlichen Masse als ein sehr geringer Hof orientiert worden sind. Die Fig. 69 endlich zeigt die zunehmende Entfernung beider Zentrosomen und die Verdeutlichung ihrer Strahlen und ihrer Höfe. Und als etwas Neues ist hinzugekommen oder wenigstens sichtbar geworden, dass die kräftigen Strahlen des einen Zentrosoma die Membran des einen Vorkerns durchsetzen und sich an seinem lang gewundenen und immer noch nicht ganz einheitlichen, sondern aus einem feineren Faden und aufgereihten Stücken zusammengesetzten Chromosom anheften, dort wo es dem Zentrosoma zu eine Kurve beschreibt.

Ist diese Verbindung zwischen Zentrosoma und Chromosom, welche in der heutigen Anschauungsweise eine so wichtige Rolle im Mechanismus der Zellteilung spielt, wirklich eine Neubildung? Da sie auf dem vorhergehenden Stadium nicht nachweisbar ist, so könnte es, wenn man nach der Fig. 69 urteilen dürfte, fast so aussehen. Das zweite Zentrosom liegt zu ungünstig, um beobachten zu können, ob auch hier etwas Gleiches sichtbar geworden. Das Chromosom des einen Vorkernes ist in der Fig. 69 mit dem oberen der beiden Zentrosomen verbunden; ob es der männliche oder weibliche Vorkern, ist nicht ohne weiteres zu

entscheiden. Das Chromosom des zweiten Vorkernes ist mit dem oberen Zentrosom unverbunden. Seine hierher gerichteten Strahlen inserieren nur an der Oberfläche der an dieser Stelle etwas unruhig aussehenden Vorkernmembran, während die des ersten Vorkerns dort deutlich unterbrochen ist, wo die beiden radiären Strahlenfäden zum Chromosom hin passieren.

Wenn alle diese Feinheiten des Präparates richtig gedeutet sind, so wären die fibrillären Verbindungen zwischen den Zentrosomen und den zugehörigen Chromosomen der beiden Vorkerne eine Neubildung, die ausserdem sukzessive zustande käme. Mit dem Chromosom des weiblichen Vorkernes müsste sie schon aus dem Grunde sekundär hergestellt sein, weil die befruchtende Spermie es ist, welche wenigstens nach dem heute geltenden Schema aus seinem Zentrosoma alle weiteren Zentrosomen hervorgehen lässt, die die erste Furchungsteilung und alle weiteren Zellteilungen des Embryo und des wachsenden Organismus beherrschen. Das Zentrosoma des Eies soll zu Grunde gehen.

Zwischen dem Zentrosom und dem männlichen Vorkern könnten jedoch primäre Verbindungen, wie sie das Rablsche Schema fordert, erhalten geblieben sein, und dann wären die der Fig. 69 nur sichtbar gewordene und verdickte Fäden, und es wäre jener Kern, dessen Membran durchbrochen, der männliche Vorkern. Nun entfernt sich aber, wie die Figuren 55—57 zeigen, gegebenenfalls der männliche Vorkern vom Spermienrest relativ erheblich weit. Das führt, wenn man nicht einfach annehmen will, dass jene primären Verbindungen zerreissen, zu der Konsequenz, dass die fraglichen feinen Verbindungsfibrillen, die an und für sich schon an der Grenze der mikroskopischen Deutlichkeit liegen, für diese Zeit zu ultramikroskopischen Gebilden verfeinert werden.

Um zur Wirklichkeit der Präparate zurückzukehren, so bedarf die Reihenfolge der Figuren 64—69 noch einer besonderen und zweiten Begründung, wenigstens bis zum Stadium der Fig. 66, auf dem das eine Zentrosom in dem Zwischenwinkel deutlich als solches erkennbar geworden und der Spermienrest zur Dotteroberfläche hin entfernt war. Beschreibt wirklich der Spermienrest, nachdem er aus der Eimitte verschoben ist (Fig. 55—57) eine rückläufige Bahn, die ihn wieder dorthin führt, wo sich nun die beiden Vorkerne zusammengedrängt haben, um dann von

neuem, nun den Zwischenwinkel verlassend, zur Dotteroberfläche zu gelangen, wo er dann endlich aufgelöst wird und verschwindet?

Der Beschreibung der Figuren 65—69 war eine Reihenfolge zugrunde gelegt, die sich in der Hauptsache auf die Entwicklung eines Körnchens zum Zentrosom und dessen Teilung und Ausbildung stützte. Ein weiteres Merkmal, das sich in der Differenzierung der Vorkerne verrät, mag noch einmal die Richtigkeit dieser Reihenfolge prüfen (Fig. 58—61). Auf den mit dem Altmannschen Chromosmiumgemisch fixierten Präparaten sehen die Vorkerne bis zu der fraglichen Zeit homogen aus, in welcher der Spermienrest sich im Zwischenwinkel eingestellt hat (Fig. 58). Ein wenig später, sobald jener Fortsatz ausgestreckt worden ist, beginnt die anscheinend homogene Masse der Vorkerne und zwar von derselben Seite her sich aufzuhellen und ein lockeres, sehr feines Gerüst zu zeigen (Fig. 59). Gleichmässig gerüstig sind beide Vorkerne strukturiert, wenn das Zentrosom deutlich geworden ist und jene körnige Substanz die Tiefe des Zwischenwinkels erfüllt (Fig. 60). Nun beginnt die chromatische Substanz in jenem Gerüst anzuschiessen. Zu dieser Zeit hat der Spermienrest den Zwischenwinkel verlassen (Fig. 60) und liegt neben einem der Vorkerne. Ist das chromatische Element zu einer gewissen Länge zusammengesetzt, so findet sich der Spermienrest endlich in der Dotterrinde (Fig. 61). Beide Reihen von Merkmalen liefern also gleiche Daten, welche die Bahn des Spermienrestes mit völliger Sicherheit bestimmen lassen. Was jedoch in dieser Entwicklungsgeschichte des Zentralapparates des befruchteten Eies fehlt, ist ihr Anfang. Im Spermienrest das Zentrosoma schon vor dem Stadium der Fig. 65 nachzuweisen, ist nicht gelungen.

Literatur und Zusammenfassung.

Dass Van Beneden das Spermioplasma nicht ausreichend hat färben können, darin liegt in letzter Linie begründet, warum seine Beobachtungen über die Veränderungen und das Schicksal des Protoplasmas der Spermie im Dotter so wenig eindringlich, ja unwesentlich geworden sind. Immerhin findet sich eine Anzahl von Berührungspunkten zwischen dem, was Van Beneden gesehen hat, und meinen Untersuchungen.

Über das, was aus dem Glanzkörper bei der Befruchtung wird, besteht keine wesentliche Differenz. Doch habe ich nie

gesehen, dass sein letzter Rest erst in der perivitellinen Flüssigkeit sich löst, wohin er wenigstens bei gewissen Weibchen ausgestossen werden soll. Meine bisherigen Beobachtungen lassen ihn ausschliesslich früher oder später, entweder schon in der Spermie, wenn sie sich zentriert hat, resorbiert werden oder im Dotter und spätestens dann zur Zeit der zweiten Reifeteilung.

Wenn die Spermie in den Dotter eingedrungen ist, soll die Kontur des Schwanzes unregelmässig und gezackt werden. Es verliert auch sein Protoplasma die Färbbarkeit und löst sich zur Zeit der Zentrierung in eine granulierte und sehr schwer vom Eiprotoplasma unterscheidbare Substanz auf, die sogar mit dem Eiprotoplasma sich zu vermischen scheine. Nun lässt Van Beneden auch das Protoplasma des Spermienkopfes sich verändern. Es behält im ganzen oder teilweise seine Chromophilie und bildet zusammen mit jenem perinukleären Plasmahof eine Aureole von sehr unregelmässiger und wechselnder Gestalt. Ihr Rand ist stark ausgebuckelt und besonders färbbar. Auch das Schwanzprotoplasma nimmt Anteil an der Bildung der Aureole, die sonst hauptsächlich aus der Rindenschicht des Kopfprotoplasmas hervorgeht. In zwei Schichten soll sich nun die protoplasmatische Substanz des Spermienkopfes gliedern, in eine chromophile, die mehr im Innern der Aureole liegt, und in eine schwer begrenzbare, achromophile Zone, welche die äussere ist. Immer aber bedeutet das Spermatozoon ein vom Dotter überall deutlich getrenntes und nicht mit ihm vermischtes Gebilde (S. 246 „Non seulement au moment de la copulation il ne se produit aucune fusion comparable à celle qui s'opère lorsque deux ou plusieurs cellules se confondent pour donner naissance à un syncytium; mais au moment où la premier globule polaire est expulsé, la spermatozoïde parfaitement reconnaissable, dans toutes ses parties, est encore distinct du corps vitellin qui l'enveloppe de toutes parts“). Es kommt höchstens zu einem Versuch der Vermischung (S. 275 „ceux-la [die achromatischen Aureolenteile] tendent à se confondre avec le vitellus ambiant“).

Wenn man weiss, worum es sich handelt, lassen sich alle diese Einzelbeobachtungen Van Benedens leicht umdeuten. Das Zackigwerden der Spermie, während sie ihre Zentrierungsbahn im Dotter zurücklegt, die schwer vom Eiprotoplasma unterscheidbare Substanz des Spermienschwanzes, das Auftreten einer

achromophilen Zone am Rand der Aureole, deren unscharfer Rand oft so schwer vom Eiprotoplasma zu unterscheiden ist, bedeuten alle die leisen Anzeichen eines Prozesses, dessen Hauptsache und Wesen der Van Benedenschen Untersuchung nur hat entgehen sollen. Auch in der zweiten Reifeperiode ist die aureolenhafte Gestalt der Spermie meistens fast immer sehr schwer abzugrenzen. Es bleibt immer nur bei dem Versuch einer Vermischung (S. 275 „Cependant cette fusion n'est probablement pas encore complète aux stades que nous avons décrits: car dans certains oeufs, montrent le secunde figure pseudokaryokinétique déjà constituée, voire même au moment de l'expulsion de second globule polaire, j'ai cru observer encore la contour vaguement indiqué de la portion achromatique de zoosperme"). Betrachtet man genauer die vielen Figuren, auf welche Van Beneden zu dieser Stelle hingewiesen, so lassen sich ungezwungen viele Einzelheiten seiner Figuren 10 und 11 auf Tafel XVII und weiterer auf jene Prozesse beziehen, welche ich oben geschildert habe.

Was aus der Aureole wird, hat Van Beneden in seiner Hauptarbeit unentschieden gelassen. Vielleicht degeneriere sie körnig zum Unterschied von jenem achromatischen perinukleären Protoplasmateil, welcher in den männlichen Vorkern einbezogen wurde. Viel bestimmter und radikaler ist seine Ansicht in der zweiten Arbeit 2a: „Seul le noyau du spermatozoide intervient dans la formation de pronucléus mâle: le protoplasme du zoosperme subit, pendant la maturation de l'oeuf, une dégénérescence progressive, qui s'accuse notamment en ce qu'il acquiert une grande avidité pour les matières colorantes.“ Ferner wird die Aureole im Beginn der Bildung des männlichen Vorkerns nur noch ein degenerierter Protoplasmarest genannt („le résidu dégénéré du protoplasme spermatique“), der eine Zeitlang an der Seite des Vorkerns wie ein Überbleibsel im Dotter liegen bleiben kann, um dann vollständig resorbiert zu werden.

Die Bahn des Spermienrestes, seine Zerlegung und Aufteilung, seine Beziehung zum Zwischenwinkel usw. sind Van Beneden entgangen. Dafür habe ich keine sicheren Anzeichen gefunden, dass der perinukleäre Plasmateil in den männlichen Vorkern aufgenommen wird. Ich vermute vielmehr, dass aus ihm der körnige Teil der Sphäre hervorgeht.

Alle Beobachtungen Van Benedens über das Schicksal

des Spermienkörpers lassen sich kurz so zusammenfassen: Das Protoplasma der Spermie verändert sich wohl im Laufe der Befruchtung, vermischt sich aber niemals mit dem des Eies, es degeneriert. Das Resultat meiner Untersuchungen lautet dagegen: Das Protoplasma der Spermie wird im Laufe der Befruchtung in seine morphologischen Bestandteile zerlegt, zum Teil vervielfältigt und in sehr komplizierter Weise den Protoplasmagebilden des Eies untermischt. Aus dieser Mischung setzt sich dann das Protoplasma der Embryonalzellen zusammen.

Gegen Van Beneden hat Carnoy 1886 (17) eingewendet, dass sich bei der Befruchtung nicht nur die Kerne, sondern auch die Protoplasmen der Geschlechtszellen sehr innig vermischten. Nachdem das Enchylem der männlichen Zelle sich in dem des Eies gelöst habe, vereinige sich auch das eine mit dem anderen Protoplasmaretikulum. Die Beobachtungen zu dieser These hat Carnoy später in einer gemeinschaftlichen Arbeit (18) mit Lebrun nachgeliefert. Sie sind folgende: Nachdem die Spermie in den Dotter eingedrungen, wird die Masse seiner in den Maschen des Protoplasmanetzes gelegenen Enchylemkügelchen weich und löst sich ganz allmählich. Hierauf beruht die eigentümliche Färbbarkeit des Spermienkörpers. Denn was sich färbt, ist nicht das Protoplasma, wie Van Beneden meine, sondern das Enchylem, da in seine aufgeweichte Masse die Farbstoffe besser eindringen und sich mit den Nukleoalbuminen des Enchylems verbinden. Dann entspannt sich das Protoplasmanetz, nachdem seine Enchylemkügelchen gelöst worden sind, und geht in das Zytoplasma des Eies auf. Die Angaben von Carnoy und Lebrun kann ich nicht teilen. Es lösen sich gar nicht die Enchylemkügelchen, zu welchen ja nach Carnoy selber die Makrosomen der Spermie gehören. Zweitens ist die Färbbarkeit der Spermie nicht an das Enchylem gebunden, sondern an die Grundsubstanz. Drittens ist das Alkohol-Chloroform-Eisessiggemisch, welches Carnoy angegeben und verwandt hat, ungeeignet, die Substanz der Makrosomen zu konservieren. Sie verändert sich wenigstens zum grossen Teil in dem Carnoyschen Fixierungsmittel, und der Rest ist kaum färbbar geworden. Die Figuren 1, 2 und 3 von Carnoy sind also in dieser Hinsicht Artefakte resp. unvollständig gefärbte Spermienbilder, welche für die von Carnoy behauptete Lösung

des Spermienenchylems keine Beweiskraft besitzen. Noch einen weiteren Irrtum enthalten die Bemerkungen Carnoys zu seiner Fig. 3. Auf ihr sollen die schwarzen Körner in den Netzknoten von der Auflösung und Verdauung des Glanzkörpers herrühren. Sie sollen diffundiert sein und auf dem Netz sich ausgebreitet und niedergeschlagen haben. Auch das kann ich nicht zugeben. Der Glanzkörper ist zu dieser Zeit noch gar nicht in Lösung begriffen. Aus seiner Substanz können also die fraglichen Körner nicht herstammen. Sie entsprechen einfach den bei der Carnoyschen Färbemethode gefärbt gebliebenen Netzknoten. Im übrigen ist zwischen der Reihe der Carnoyschen Figuren 4—9 und 11—13 und ihrer Interpretation ein fortlaufender Widerspruch. So soll unvermittelt die Fig. 5, welche doch ein viel späteres Stadium wie die Fig. 1 und 2 darstellt, frei von Körnern sein, weil das Enchylem des Zentralkörpers sich nach einem anderen Typus löse, statt durch die Maschen des Protoplasmanetzes ausgestossen zu werden. In der Fig. 6 sind mit einem Male wieder die Glanzkörperreste als Körner in den Randteilen des Maschennetzes enthalten, um dann angeblich in den Figuren 7—8, welche den Stadien meiner Figuren 25 und einem der Fig. 62 vorhergehenden entsprechen dürften, zusammenzufliessen und ausgetrieben zu werden. Was Carnoy hier gesehen und wiederum als Enchylem gedeutet und in dem einen Fall auf den Glanzkörper, im zweiten dagegen auf den Inhalt der Protoplasmamaschen bezogen hat, sind nach meiner Meinung die verdickten Knotenpunkte des Protoplasmanetzes selber oder im zweiten Fall schon die abgestossenen und abgerundeten Teile der zerlegten Grundsubstanz. Sie entsprechen den Gebilden, welche ich in den Figuren 62—64 dargestellt habe. Carnoy hat bei dieser Gelegenheit gegen Kultschitzky polemisiert und ihm vorgeworfen, er habe Enchylem und Protoplasma verwechselt. Dieses Urteil kann ich Carnoy nicht durchlassen. Er hat sich sein eigenes gesprochen. Die Fig. 8, welche Kultschitzky gegeben und welche Carnoy mit seiner Fig. 7 so schief verglichen hat, entspricht einem Zwischenstadium meiner beiden Figuren 62 und 63. Ein solches habe ich oft beobachtet und teile auch im allgemeinen die Bemerkungen Kultschitzkys über diese seine Figur; nur halte ich die fraglichen Fortsätze der Spermie nicht für „amöboide Fortsätze der verschiedensten Form und Grösse, von denen die längeren oft in

knopfförmigen Anschwellungen enden." Sie sind nach meiner Meinung die durch chemische Vorgänge zerlegten Teile der Grundsubstanz. Kultschitzky hat den fraglichen Vorgang für wichtig erklärt, weil er „die allmähliche Verkleinerung des Zoospermprotoplasmas während der Bildung der Richtungskörperchen vollziehe", eine Meinung, welcher ich in gewisser Hinsicht zustimmen kann. Der Sinn des ganzen Prozesses ist jedoch in dem zitierten Satz unausgesprochen geblieben. Dass der in der Eimitte eingestellte Spermienkörper von einem gewissen Zeitpunkt an „unregelmässige Fortsätze nach allen Richtungen treibt und schliesslich in eine Anzahl von Körner zerfällt", ist auch Erlanger aufgefallen. Er lässt sie eine „Detrituszone" um den Spermienkern bilden, welche später vom Eiprotoplasma und zwar schon vor der Bildung der Vorkerne vollständig aufgelöst und resorbiert wird. Die „Detrituszone" ist offenbar eine missglückte Bezeichnung. Auch mit der weiteren Angabe vermag ich nicht übereinzustimmen. Weiter soll nach Carnoy dem hypothetischen Vorgang der Enchylemverteilung die Fusion der beiden Protoplasmen der Geschlechtszellen folgen. Zunächst verbinden sich die Trabekel des Netzes der Spermie kontinuierlich mit den gleichen des Eies, und dann erfolgt, ohne dass das erstere irgendwie in Stücke zerlegt und verteilt wird, die stille Überführung der einen Protoplasmasubstanz in die zweite, wodurch sie befruchtet und geändert wird. Carnoy nennt diesen Prozess „dissolution moléculaire lente et insensible." Die Bilderreihe, welche Carnoy und Lebrun dem mikroskopisch sichtbaren Teil der Fusion gewidmet haben, ist mehr wie schematisch ausgefallen. Sie im einzelnen zu kritisieren, davon sehe ich ab, obgleich ich ihre Figuren mit Präparaten vergleichen könnte, welche mit derselben Methode konserviert, aber mit neueren Färbungsverfahren behandelt worden sind. Es mag meine Angabe genügen, dass ich auch das Detail derselben für unrichtig halte. So sehen die Einzelheiten der verschiedenen Stadien nicht aus.

Von Sala ist angegeben worden, dass es die Kältewirkung sein soll, welche den protoplasmatischen Spermienkörper zersplittert und im Dotter als noch lange Zeit nachweisbare Körnchen verteilt (siehe seine Fig. 20, welche mit meiner Fig. 63 eine allgemeine Ähnlichkeit hat). Welchem Grad der Abkühlung der Wurm

ausgesetzt gewesen ist, dem die Fig. 20 entstammt, finde ich nicht angegeben. Eine Kältewirkung kann es nicht sein, welche meine Befunde veranlasst hätte, wofür ich auf meine obigen Angaben verweise. Ich halte die Zerlegung und Verteilung des Spermienkörpers für einen normalen Vorgang, der nur individuell etwas verschieden ausfällt, insofern er bei dem einen Ei feiner und bei einem andern gröber ausfällt.

Trotz ihrer Skizzenhaftigkeit ist die kurze Mitteilung der Brüder Zoja (3a) ein wertvoller Beitrag für die Aufklärung des Befruchtungsvorganges geworden. Denn sie hat auf Grund der Altmannschen Granulamethodik zuerst behauptet, dass sich die Granula der Spermie mit denen des Eies vermengen. Den Beweis hierfür sind die Brüder Zoja allerdings schuldig geblieben, weil sie den Prozess der Vermengung selber nicht gesehen und erkannt haben. Sie haben ihn nur vermutet, weil das grobe granulareiche Bild der in das Ei gedrungenen Spermie in den späteren Stadien als solches verschwunden war. Sieht man sich mehr vom Standpunkt eines objektiven Historikers die Zeichnungen der Brüder Zoja an, so zeigt ihre Fig. 24 mehr als es die Beschreibung der beiden Forscher von ihren Beobachtungen gesagt hat (siehe die oben in der Einleitung zitierte Stelle). Denn es zeigt diese Fig. 24, wenn man sie genau mit der Lupe betrachtet, einen zentralen Granulahaufen, eine zentrierte Spermie und nun in dem Umkreis der vielen Granula und darüber hinaus einzelne gröbere Granula. Es ist mir nicht zweifelhaft, so wenig klar und genau diese ausserdem noch zu kleine Figur auch gezeichnet und reproduziert sein mag, dass auf derselben der Vorgang der Makrosomenausstreuung nach dem Typus A in zeichnerisch richtiger Weise wiedergegeben worden ist.

Durch die Zojasche Angabe ist Meves angeregt worden, das gleiche Objekt mit der gleichen Methode nachzuuntersuchen und zu prüfen, ob die Überzeugung Bendas und seine eigene richtig wäre, wonach die „Mitochondrien" an der Befruchtung teilnehmen. In einer vorläufigen Mitteilung (siehe Anatom. Anzeiger 36, S. 610) hat Meves gemeint, dass dieser Nachweis bereits von den Brüdern Zoja „erbracht worden sei, allerdings ohne dass er von ihnen selbst gebührend gewürdigt worden wäre." Das letztere gebe ich Meves zu, das erstere bestreite ich.

Genauer wird jetzt zu untersuchen sein, inwieweit Meves selber diesen Nachweis hat führen können. Nicht mehr brauche ich an dieser Stelle zu erörtern, was an den Vorwürfen ist, die Meves gegen meinen Münchener Vortrag gerichtet hat. Ich verweise auf meine Angaben im Kapitel 2, Seite 72—75, welche sich gegen die Mevessche Behauptung richten, ich hätte meine Befunde an „pathologisch verändertem Material“, ja an einem sogar stark abgekühlten Material gewonnen, sowie gegen seinen zweiten Vorwurf einer ungeeignet gewesenen Fixierungsweise. Der Typus A, die Ausstreuung der unveränderten Spermienmikrosomen, soll ein Kälteprodukt sein. Bei dem Wurm a, von welchem ich keine genauen Fixierungsdaten mehr besitze und von welchem ich nur noch angeben kann, dass es ein kleiner Wurm war, der unmittelbar nach der Tötung des Pferdes auf dem Schlachthof konserviert worden ist, sind auf dem Stadium der Fig. 37 in einer 14 μ dicken äquatorialen Eischeibe 44 unzerlegte Makrosomen enthalten. Auf einem ungefähr gleich weit entwickelten Stadium zeigen von dem Wurm 15, dessen einer Uterusschlauch eine Viertelstunde nach dem Schlagen des Pferdes und bei einem Temperaturverlust des Darminhaltes von $2^1/_2$ ° C sofort und unter Anwendung der Van Benedenschen Kautelen und der Isolation der Eier in der Fixierungsflüssigkeit konserviert worden ist, vier Eier in entsprechenden Eischeiben von 12 μ Stärke je 22, 38, 40 und 52 ausgestreute Makrosomen. Das entspricht der Mevesschen Behauptung nicht. Der andere Uterusschlauch ist in 1 cm lange Stücke zerschnitten worden und stückweise fixiert, um die Mevessche Angabe zu kontrollieren, dass die zentral gelegenen Eier sich krankhaft veränderten, bevor sie fixiert würden und dadurch wiederum eine pathologische Ausstreuung der Makrosomen erhielten. Der Vergleich beider Fixierungsweisen hat keinen Unterschied ergeben. Es ist die Durchschnittszahl der ausgestreuten Makrosomen bei den stückfixierten Eiern keine erheblich andere wie bei den isoliert fixierten; sie ist eher geringer wie grösser (im Minimum 2, im Maximum 36). Es finden sich auch keine derartigen Unterschiede zwischen zentral gelegenen Eiern und denen, die unmittelbar der Uteruswand anliegen. Ich zähle bei einem in der Mitte des Schlauchstückes gelegenen Ei vom Stadium der Fig. 31, welches ungefähr 10 Eidurchmesser vom Rand entfernt liegt, 16 ausgestreute Makro-

somen, bei einem zweiten nur halb so weit entfernten 22 und endlich bei einem dritten und vierten Ei, die unmittelbar am Uterusepithel liegen, 23 und 14 derartige grobe Körner. Bei einem isoliert fixierten Ei von genau demselben Stadium finde ich 19 im Dotter verteilte Makrosomen. Diese Zahlen stimmen wieder nicht mit der von Meves versuchten Erklärung überein. Weiter hat Meves gemeint, dass er nur auf seinen Anfangspräparaten, die noch nicht unter Anwendung der Vorsichtsmaßregeln („nur sorgfältig warm gehaltene Würmer möglichst rasch nach dem Tode des Wirts zu verwenden") fixiert worden seien, eine „Auswanderung unverkleinerter männlicher Plastochondrien" gesehen habe, auf Präparaten, welche ihre mangelhafte Konservierung auch dadurch verrieten, dass ihre Richtungsspindeln „meistens mehr oder weniger stark alteriert waren". Alterationen der Richtungsspindel lassen sich auf meinen Präparaten nicht konstatieren, wofür ich auf meine Zeichnungen verweisen kann. Meves hat sogar geäussert, es wäre „nicht einmal sicher, ob die grossen Körner, welche man an solchen mangelhaft konservierten Präparaten im Eikörper findet, tatsächlich sämtlich aus dem Spermium ausgewandert sind." Sie könnten auch „in loco durch Konfluenz mehrerer auf einem Haufen liegender Eiplastochondrien entstanden" sein. Meine Doppelfärbung sei kein Beweis dagegen; denn sie wäre nur eine „Konzentrations-Doppelfärbung", wie sie A. Fischer an seinen Fällungsgranulis ausgeführt und als eine rein physikalische Erscheinung nachgewiesen hätte. Diese praktische Hypothese von der Konfluenz erledigt sich aus dem, was ich über die Konservierung meiner Präparate angegeben habe. Und den zweiten Einwand widerlegt ein einfacher Vergleich meiner Anfangsfiguren 26 und 27 mit der Figur 45. Auf den ersten beiden Figuren sind die Makrosomen grobe Körner und auf der Fig. 45 ihre Derivate so klein wie die Eigranula. An dem elektiven Erfolg der Rotfärbung hat die Grösse der Granula keinen Anteil. Im übrigen habe ich die Verkleinerung der Makrosomen in meinem Münchener Vortrag nicht unbeschrieben gelassen gehabt.

Eine „erneute Durchsicht" seiner Ascarispräparate hat weiter Meves auf meine Anmerkung hin: dass seine Untersuchung den Vorgang der Makrosomenausstreuung vollständig vermissen liesse, vorgenommen und es auf Grund derselben „für ausgeschlossen"

erklärt, dass er „grosse Körner, welche frei im Eikörper liegen, übersehen hätte“. Ein Beweis dafür seien seine mit der „grösst möglichen Genauigkeit“ gezeichneten Figuren. Sieht man sich die Mevesschen Figuren 8, 10, 15—17 genauer mit der Lupe an, so stimmt diese Figurenreihe damit nicht überein. In der Fig. 8 liegt z. B. rechts von der Spermie ein Makrosom, das nicht kleiner ist wie viele von den in der Spermie gelegenen. In der Fig. 10 liegen dicht oberhalb des Spermienrandes, aber vollständig im Dotter eingeschlossen, vier Makrosomen, von denen nur eins etwas kleiner ist, und etwas weiter davon entfernt noch ein derartiges auffallendes Korn. Um auf eine weitere Stelle aufmerksam zu machen, so zeigt die Fig. 16 oberhalb der Spermie und auch sonst gröbere Körner frei im Dotter, welche gar nicht oder nicht wesentlich kleiner sind wie die Spermiengranula der Anfangsfiguren. Es kommt hinzu, dass derartige gröbere Einzelkörner im Dotter auf den ersten Figuren 1—7 überhaupt nicht zu finden sind. In der Fig. 17 zeigt endlich der Spermienrand fünf unveränderliche Makrosomen und der Umkreis des Dotters mitten in seinem Gewirr kleiner Granula ebenfalls fünf näher oder weiter vom Spermienrand entfernte Makrosomen. Nach meiner Meinung hat Meves die partielle Verteilung der Makrosomen vollständig übersehen. Die Schnitte, welche Meves untersucht hat, sind 5 μ dünn, während die meinigen, auf denen ich die Zahl der ausgestreuten Makrosomen bestimmt habe, 12 und 14 μ stark sind. Das ist beim Vergleich der Zahlendifferenzen zu berücksichtigen. Eine Annahme, dass diese groben Granula der Mevesschen Figuren bereits verschmolzene männliche und weibliche Körner bedeuteten, müsste ich ablehnen. Ich halte diesen mehr wie hypothetischen Vorgang für vollständig unbegründet, worauf ich noch zurückkommen werde.

Nun zum Typus B. Meves behauptet „mit aller Bestimmtheit, dass unter normalen Verhältnissen kaum ein einziges männliches Plastochondrium in den Eikörper übertritt, ohne sich vorher zerlegt zu haben.“ Ich bestreite, dass dies richtig ist. Der oben beschriebene Typus B ist kein Kunstprodukt. Bei dem Wurm 15 habe ich in den betreffenden Stadien viele Eier genau abgesucht auf 10—15 μ dicken Schnitten und die Zahl der ausgestreuten Makrosomen bestimmt. Ihr Minimum ist zwei, ihr Maximum beträgt 52. Da der Wurm 15 unter allen Kautelen

konserviert worden ist, und da ich weiter überhaupt keine Eier gefunden habe in der ganzen Reihe meiner Würmer, bei welchen nicht immer vereinzelte Makrosomen unverändert ausgestreut worden sind, so bleibt mir nichts anderes übrig, als meinerseits zu erklären, dass ich einen dritten Typus, den von Meves beschriebenen, niemals gefunden habe. Sollte er mir bei meinen weiteren Ascarisuntersuchungen noch begegnen, so werde ich ihn selbstverständlich anerkennen und als Typus C rangieren. Bis dahin bestreite ich das Vorkommen dieses Typus.

Meves hat die Ascarisspermie in 5 μ starke Paraffinschnitte zerlegt. Das gibt für jedes Ei eine kleine Serie von Schnitten. Es wird also bei einem Haufen zusammen eingebetteter Eier seine grosse Schwierigkeit haben müssen, ihre Zusammengehörigkeit zu bestimmen. Unmöglich ist es natürlich nicht. Aber ich frage, ist es unwahrscheinlich, dass auf einer solchen Serie dünner Schnitte durch ein einziges Ei 2, 3 oder 4 ausgestreute Makrosomen nicht auffallen? Und was sind das für grobe Granula, die sich auf den vorhin bezeichneten Figuren der Mevesschen Untersuchung frei im Eidotter finden? In der Frage nach dem Typus der Makrosomenaufteilung hat Romeis (11b) inzwischen einen vermittelnden Standpunkt zwischen Meves und mir eingenommen. Er hat auf seinen Präparaten und unbeeinflusst von meiner Angabe ebenfalls die Makrosomen als solche im Eidotter gewisser Eier ausgestreut gefunden, während er sie bei anderen vermisste. Ob Romeis in letzterem Fall auch nicht einmal vereinzelte und eventuell nur sehr wenige, so wie im Typus B, gesehen hat, geht aus seiner Beschreibung nicht mehr klar hervor, wenn auch sein Zusatz: „es scheint, dass bei den Eiern, die Meves zu seinen Untersuchungen benutzte, der Zerfall der grossen männlichen Plastosomen schon in unmittelbarer Nähe des Spermiums erfolgte“, darauf hinweisen kann. Denn es liegt das Wesentliche beim Typus A nicht darin, ob die Aufteilung im Dotter weiter oder näher von der Spermie erfolgt, und andererseits des Typus B, dass viele unzerlegt in den Dotter gelangen müssen. Im übrigen hat auch Romeis die Umwandlungsformen der Makrosomen zu Ringen und Stäbchen gesehen; er hält sie, und damit bin ich einverstanden, nur für seltener. Ob die Figur LVIII von Fauré-Fremiet den Typus A oder B illustriert, ist nicht offenbar. Jedenfalls zeigt sie, dass Makro-

somen der Spermie unzerlegt in den Dotter gelangen. Bei der folgenden Figur sind die unter M gemachten Angaben leider unbewiesen gelassen worden.

Meves hat weiterhin geäussert: „Prinzipiell scheint mir nun allerdings wenig oder gar nichts darauf anzukommen, ob meine Darstellung oder die Heldsche das Richtige getroffen hat". Das Prinzipielle wird noch zu erörtern sein. Aber auch abgesehen davon wäre es biologisch wichtig, festzustellen, ob ein Typus C existiert oder nicht. Denn dieser wäre vor den beiden andern dadurch ausgezeichnet, dass bei ihm die Teilung und Vermehrung der Makrosomen am intensivsten und schnellsten verläuft. Und er lieferte dann einen mehr wie interessanten Beitrag zu der Frage, inwieweit eine Individualität schon in Spermien und Eiern ausgesprochen ist, oder zu einer zweiten, welche den Unterschieden ihrer Plasmosomen gegenüber äusseren Einflüssen nachgehen wollte. Nun zu dem Prinzipiellen. Zu untersuchen ist, inwieweit haben die Beobachtungen von Meves nachgewiesen, dass die Altmannschen Granula der Geschlechtszellen bei der Befruchtung sich vermischen. Die spekulative Behauptung, dass sie schliesslich und vor der ersten Furchungsteilung miteinander verschmelzen, scheidet am besten aus dieser Betrachtung aus. Denn hierzu fehlen alle genauen Anhaltspunkte. Es „scheint", sagt zwar Meves, dass ihre Zahl in den späteren Befruchtungsstadien abgenommen hat; es ist „unverkennbar", dass sie „nicht unerheblich grösser" geworden sind; aus „theoretischen Gründen muss angenommen" werden, dass sie miteinander verschmelzen. Wenn die Basis schwach ist, tragen theoretische Gründe nicht weit. Die Abnahme der Zahl hätte sicher festgestellt werden müssen. Und selbst wenn es richtig sein sollte, wäre immer noch vorher auszuschliessen gewesen, dass nicht eine Anzahl der Granula einfach zugrunde gegangen und im Stoffwechsel ihres Protoplasmas verbraucht worden ist. Dass die Granula grösser geworden sein sollen, kann ich nicht bestätigen. In den Eiern der allermeisten Weibchen ändert sich ihr Kaliber nicht im geringsten. Ausnahmsweise habe ich gefunden, dass sie in den dickschaliger gewordenen Eiern der späteren Stadien gelegentlich grösser geworden sind. Eine Gesetzmässigkeit habe ich aber nicht feststellen können. Aber wie mehrdeutig wäre schon jene Ausnahme. Die Undurchlässigkeit der Schale und eine dadurch bedingte Aufquellung der

Substanz der Granula ist für mich ein schwer zu prüfender und mehr wiegender Faktor. Und sollen denn die Protoplasmagranula nicht assimilieren und wachsen dürfen? Eine wirkliche Verschmelzung beider Granulaarten habe ich endlich auf meinen frischen Präparaten, obwohl sie mit grosser Schärfe ein Gemisch roter spermiogener Granula und schwarzer Eigranula offenbarten, niemals beobachtet. Beide Arten von Granulis liegen nur dicht nebeneinander. Ich habe auch niemals gesehen, dass ein gelbliches Eigranulum mit einem roten Korn zusammenflösse. Nach meiner Meinung ist die angebliche Verschmelzung der männlichen und weiblichen Granula eine spekulative Phantasia histologica.

Inwieweit haben nun die Beobachtungen von Meves den Vermischungsvorgang der spermiogenen Granulis mit den eigenen des Eies aufgeklärt? Zum Unterschied von den skizzenhaften und gelegentlichen Beobachtungen der Brüder Zoja hat Meves eine Reihe von Zwischenstadien aufgedeckt, die jenen Vorgang wohl wahrscheinlich machen. Die groben Körner der eingedrungenen Spermie seiner Fig. 3 sind in der Fig. 11 bis auf sehr wenige verschwunden, und an ihrer Stelle ist eine bei weitem grössere Menge kleiner roter Granula vorhanden. Nun zeigen die Figuren 13, 14, 15, wie die Spermie immer ärmer an kleinen roten Granulis wird und wie ein zunehmender und an seinem Rande aufgelockerter Kranz roter Körnchen sie umgibt, die in wechselnder Weise den weiteren und gleich aussehenden Körnergruppen des Dotters angrenzen. Auch ist nicht zu verkennen, dass in den drei Figuren ein zunehmender Ausgleich der gegenseitigen Gruppen roter Körnchen zum Ausdruck kommt. In der Fig. 16 endlich ist der dichtere Kranz kleiner roter Körnchen um die Spermie herum verschwunden. Das sind in der Tat auffällige Zwischenstadien, welche indirekt für den Austritt der Spermiengranula in den Dotter sprechen. Hierbei darf jedoch nicht übersehen werden, dass die ganze von Meves gegebene Darstellung und Deutung völlig im Bann der Zojaschen Idee der Granulaaussaat steht. Von seiner Figur 4 an sind für Meves alle kleineren roten Granula des Spermienrandes und erst recht des Spermieninneren spermiogene Körner, welche durch Zerlegung der groben Spermiengranula entstanden sind. Und nur eine einzige, ausnahmslose Richtung kennt seine Beschreibung von der Wanderung aller der vielen Körner, welche die Spermie und

ihr unmittelbarer Umkreis in so wechselnder Weise zeigt, die Wanderung aus der Spermie in den Eidotter. Eine derartig einseitige Wanderung der Granula gibt es aber nach meiner Beobachtung nicht im befruchteten Ei. In entgegengesetzten Richtungen werden die Spermiengranula und die des Eies von einer bestimmten Zeit der Befruchtung an durcheinander bewegt; es dringen die Granula der Spermie in den Eidotter und die Granula des Eiprotoplasmas in die Grundsubstanz der Spermie hinein und zwar nicht gleichzeitig. Eher früher wie später dringen die Substanzen des Eies und seine Granula in die Spermie ein. Die kleinen roten Granula in den Spermien der Figuren 6, 7—17 von Meves sind mehr oder weniger meinem Urteil nach Eigranula und nicht zerlegte Spermienmakrosomen. Und entsprechend ist jener so wechselnde Kranz der kleinen roten Körnchen, welcher auf den sich anschliessenden Figuren 13—16 die Spermie umgibt, sehr vieldeutig, wie meine Figuren 35 und 36 zeigen. Ausschliessliche Spermiengranula, die in das Eiprotoplasma wandern und sich mit seinen Körnern vermengen wollen, können es nicht sein. Vielmehr bilden hier Gruppen von Eigranulis und Gruppen von Spermiengranulis ein buntes Gemisch, so wie sie es auch im Innern der Spermie von einer gewissen Zeit an getan haben.

Nur im allgemeinen und nach einer Seite hin hat also die Mevessche Untersuchung es wahrscheinlich machen können, dass Spermiengranula in den Eidotter eindringen. Dies ist das eine Ergebnis meiner Betrachtung. Sie hat aber noch folgende Konsequenzen, wenn man im besonderen die Art oder besser gesagt das Resultat der Vermischung spermiogener und oogener Plasmosomen feststellen will. Es kann die von Meves gegebene Figurenreihe nicht ausschliessen, dass nicht irgendwo in einer mittleren Tiefe des Dotters oder an seinem äussersten Umfang oder in einer nahe die Spermie umkreisenden Zone oder endlich vielleicht nur hier und da an zirkumskripten Stellen des Dotters spermiogene Plasmosomen sich zusammenhäufen. Alles dies sind Möglichkeiten, welche nicht unwichtig sind. Die Differenzfärbung, und das ist ihre Bedeutung, zeigt nun, dass die Befruchtung schliesslich, sobald es zur Furchung kommt, eine annähernd gleichmässige Durchmischung spermiogener und oogener Plasmosomen herbeigeführt

hat. Die Folge ist, dass die beiden ersten Blastomeren wiederum den gleichen Anteil aus jener Granulamischung erhalten müssen. Wie lange dieser Modus sich fortsetzt, soll weiter unten erörtert werden.

Es fragt sich zuvor, in welchem Grade die Plasmosomen der beiden Geschlechtszellen sich bei ihrer Vermischung vermehren. Vermehrt sich wirklich die Summe der beiderseitigen Granula im Laufe der Befruchtung? Die Brüder Zoja haben gemeint, dass die Eigranula sich vermehren, wobei sie zugleich um die Spermie angehäuft werden, während sie die oberflächliche Dotterzone verlassen. Meves hat in seiner vorläufigen Mitteilung hierzu bemerkt, dass er das nicht als erwiesen ansehen könne, und in der ausführlichen Arbeit hinzugefügt, dass es möglich sei. Von seinen eigenen Figuren beschreibt Meves immer nur, dass sie Lageveränderungen der Eigranula anzeigen. Die Granula sollen sich „zurückziehen aus den peripheren Teilen der Eizelle“ und sollen sich anhäufen um die „Schwanzspitze der Spermie als Mittelpunkt“. Beides kann ich nicht als richtig anerkennen. Die Eigranula vermehren sich ausserordentlich und schnell, wie oben gezeigt. In der kurzen Spanne Zeit zwischen den Stadien der Figuren 26 und 27 ist die Zahl der schwarzen Eigranula fast verdoppelt. Würde übrigens Meves seine Figuren 1 und 5 ausgezählt haben, so hätte er eine Differenz von einigen Hundert kleinen Granulis gefunden. Weiter stimme ich „der Ansammlung der Eigranula um die Schwanzspitze der Spermie“ nicht bei. Die Bildung eines grossen Granulahaufens im Ei, seine Zentrierung und die Bahn der Spermie sind nach meinen Beobachtungen Vorgänge, die wesentlich sind und als solche zunächst völlig getrennt verlaufen, um erst später zusammen in die Mitte des Eies einzumünden. Nur gelegentlich und ausnahmsweise schneidet sich die Bahn der Spermie und des Granulahaufens schon vorher. Ich halte die Auffassung von Meves für eine Folge seiner dünnen Schnitte, welche naturgemäss nur selten die jedesmalige Stelle der Zentrierungsbahn der Spermie zusammen mit der ganzen Grösse des Granulahaufens in einer Ebene vereinigen werden. Ob die Makrosomen der Spermie sich teilen und vermehren, kann die Zojasche Skizze und auch die bei weitem genauere Untersuchung von Meves schon nicht mehr entscheiden, weil sie infolge ihrer Einfachfärbung nicht auszuschliessen erlaubt, dass

nicht, um eine einfache Annahme zu machen, so, wie der rundliche Glanzkörper im Dotter immer kleiner wird und dann allmählich sich löst, auch die Makrosomen und ihre Abkömmlinge verschwinden. So könnten, um dieses Beispiel auszuführen, die etwas kleineren Makrosomen der Spermien in den Mevesschen Figuren 6, 7, 8 und 10 bereits durch Abschmelzung entstandene Verkleinerungsformen der ursprünglich gröberen sein. Und da ich gezeigt habe, dass sich bald die Eigranula hineinmischen, so gibt es, abgesehen hierbei von der Idee der Granulavermischung, keine Notwendigkeit zu schliessen, dass die noch kleineren Granula in der Spermie usw. auch wirklich die Teilgranula der Makrosomen sind. Und wenn auch immerhin die Wahrscheinlichkeit einen Wegweiser liefern kann, so weiss man nicht, ob nicht gerade in diesem Fall der Schein trügt. Vom Standpunkt jener immerhin möglichen Annahme könnte also auch die Reihe der vorhin kritisierten Figuren 13—16 der Mevesschen Abhandlung an und für sich und in diesem Zusammenhang eine Folge von Stadien bedeuten, in welchen sich hauptsächlich die Eigranula um die Spermie herum anhäufen, um sich dann nach beendeter Mission wieder zu entfernen, während die kleiner gewordenen Makrosomen sich gar nicht erheblich weder in den Dotter hinein bewegten noch sich weiter vermehrten, sondern an Ort und Stelle so resorbiert werden und allmählich verschwinden, wie es der Glanzkörper im groben ihnen vormacht.

Die Spermienmakrosomen teilen und vermehren sich. Eine einfache Parzellierung, die nur auf eine Vergrösserung der Oberfläche ihrer Substanz gerichtet wäre, kann der ganze Prozess ihrer Aufteilung nicht sein. Das folgt unmittelbar aus dem Vergleich meiner Anfangsfiguren 3, 15—16 oder 26—27 mit der am Ende des Prozesses stehenden Fig. 45. Ob sich dieses Resultat im Verlauf der Furchung und der weiteren Zellteilungen ändert, muss ich dagegen unentschieden lassen. Bis zum Vierzellenstadium habe ich die Granulierung verfolgen können und keine sichere Abnahme der roten Protoplasmakörnchen gefunden. Die Dichtigkeit der Granulierung und das Mengenverhältnis der roten und schwarzen Granula sind ungefähr die gleichen wie auf dem Zweizellenstadium der Fig. 46 b, welches wiederum mit der Fig. 46 a (dem Protoplasmabild zur Zeit der ersten Furchungsspindel) und der vorhergehenden in dieser Hinsicht übereinstimmt.

Der Nachweis, dass die Makrosomen der Spermien bei der Befruchtung, so erheblich sich im Dotter teilen und vermehren können, hat viele Konsequenzen. Die eine trifft die so verschiedenartigen Ansichten über die Bedeutung dieser Gebilde. Dass sie einen „männlichen Dotter“ vorstellen, wie Erlanger gemeint, oder nach A. Mayer einen „Schutzpanzer für den Kern gegen den Druck der Eier“ abgeben, erscheint mehr wie unwahrscheinlich. Für den Altmannschen Satz „Omne granulum e granulo“ liefern sie dagegen einen guten Beweis. Ob sie aber irgend eine bioblastische Bedeutung haben, im Leben des Protoplasmas sowohl wie hier ganz besonders für den Prozess der Befruchtung, bleibt so dunkel wie vorher.

Das Schicksal der Spermienmikrosomen ist anscheinend verschieden von dem der Makrosomen. Aber ich bin nicht sicher, ob meine elektive Methodik hier völlig zuverlässig ist und weit genug trägt. Dass die Mikrosomen der Spermiengrundsubstanz nicht einfach verschwinden und während der letzten Phasen der Befruchtung verschwinden, sondern persistieren, soviel zeigt die Figur 70. Es haben ihre Abkömmlinge in den beiden gezeichneten Blastomeren eines Vierzellenstadiums eine feinere und besondere Protoplasmagranulierung geliefert. Mehr lässt sich nicht mit Sicherheit angeben. Auffällig ist, dass diese elektiv gefärbten dunklen Granula nicht gleichmässig verteilt sind, so wie die roten Makrosomenderivate der Figur 46 b, sondern in der Hauptsache nur die Oberfläche des Protoplasmaleibes durchsetzen. Das stimmt gut mit den vorhergehenden Stadien überein, auf denen ich fast ausschliesslich die auf der Fig. 62 z. B. noch im ganzen Dotterquerschnitt verteilten ausgestreuten Protoplasmateilchen der Spermiengrundsubstanz immer mehr oberflächlicher verlagert gefunden habe. Weiter sprechen meine Präparate dafür, dass ihre Substanz nicht vermehrt, sondern eher zurückgebildet wird. Aber ich bin nicht sicher, ob nicht die Undurchlässigkeit der verdickten Eischale die Hauptursache eines solchen Ergebnisses ist. Ich will nur behaupten, dass in den ersten Blastomeren ausser den Abkömmlingen der Spermienmakrosomen auch noch solche der Spermienmikrosomen als morphologische Elemente ihrer Protoplasmastruktur enthalten sind, anscheinend in besonderer Verteilung.

Der Vorgang der Mikrosomenverteilung ist durch ein besonderes Merkmal ausgezeichnet. Während die Makrosomen der Spermie oder auch ihre Abkömmlinge von vornherein frei als solche fortbewegt werden, ist der Transport der Mikrosomen an die Grundsubstanz der Spermie gebunden. Diese ist es, welche in kleine Klümpchen und Partikelchen zerlegt wird, in welchen die Mikrosomen mit enthalten sind. Vielleicht sind die allerfeinsten Teilchen auf der Fig. 25 schon frei gewordene Mikrosomen selbst. Wenn sie nicht Substanzmengen der reinen Grundsubstanz bedeuten, so könnten sie der Grösse nach den Mikrosomen der unzerlegten Spermie entsprechen. Was aus der Grundsubstanz wird, welche wenigstens im Anfang der Zerlegung die Mikrosomen umhüllt und begleitet, werden nur neue Untersuchungen aufklären können, die über eine subtilere Methodik verfügen, als sie mir zu Gebote steht. Ich vermute, dass sie in dem Protoplasma des Eies aufgeht und dass ihr Schicksal in eine Kette von chemisch-physikalischen Prozessen gelegt ist, welche sie dem Eiprotoplasma assimilieren, um mit ihm die Qualitäten der neuen Plasmasubstanz zu kombinieren, die schliesslich in den Zellen des sich entwickelnden Embryo zur Geltung kommt. Vielleicht ist der Färbungsumschlag, welchen die Fig. 25 und 62 zeigen, die Bildung, Rückbildung und Wiederbildung des so eigentümlichen Spermienhofes, die dann in der Zeit der zweiten Reifeteilung zunehmende Metachromasie des Eiprotoplasmas ein Hinweis auf derartige im Verborgenen fliessende Prozesse, welche die heutige histologische Technik nur noch nicht zu enthüllen vermag. Als ein weiterer Hinweis auf solche Vorgänge muss schliesslich auch jene Fülle von Erscheinungen aufgefasst werden, welche die vielen morphologischen Veränderungen im Ei mit einem steten Wechsel von zentripetalen und zentrifugalen Störungen verbunden zeigen. Der Eimitte zu gerichtete Bewegungen beherrschen den Anfang; sie zentrieren den Granulahaufen samt den glänzenden Dotterkügelchen und lassen die Spermie hier sich einstellen, gleichviel, ob das sich differenzierende Keimbläschen schon die Eimitte in einer entgegengesetzten Richtung verlassen hat oder noch nicht; sie lassen auch die Eigranula in den Spermienkörper eindringen. Eine Reihe zentrifugaler Bewegungen kommt jetzt hinzu und bestimmt dann immer mehr das Bild der Befruchtungsprozesse, welche wohl

mit Recht auf die einsetzende und vorschreitende Zerlegung der Spermiengrundsubstanz durch das Eindringen von Anteilen des Eiprotoplasmas und die dadurch entstehenden chemischen Umsetzungen zurückgeführt werden müssen. Die Aufteilung der Makrosomen und ihrer Derivate, die Ausbreitung der Spermiengrundsubstanz und ihrer Mikrosomen, die so oft eintretende Verlagerung des Glanzkörpers, die in gleicher Richtung vorschreitende Umfärbung des Eiprotoplasmas sind alle zusammen genommen die hervortretenden Zeichen eines solchen inwendigen Prozesses. Eine Ausnahme bildet in dieser Zeit nur das Eindringen der granulären Eisubstanz in den Spermienkörper. Nun beginnt, sobald die zweite Richtungsspindel sich differenziert und in die Dotteroberfläche einordnet, eine neue zentripetale Strömung vorherrschend zu werden. Sie führt wiederum die glänzenden Dotterkügelchen zusammen und bildet einen zweiten grossen Granulahaufen, der aber jetzt zum Unterschied vom ersten um die zentriert gebliebene Spermie herum angeordnet wird. Kaum ist diese Zentrierungsbewegung im Dotter zu Ende geführt, so beginnen neue und zwar durcheinander gehende Prozesse, die teils von der Eimitte fast zur Oberfläche hin und teils entgegengesetzt verlaufen. Sie sind es, welche in der Periode der Vorkerne die Einzelheiten beherrschen; sie verteilen die spermiogenen und oogenen Plasmosomen ebenso wie die glänzenden Dotterkügelchen und die zerlegte Grundsubstanz der Spermie gleichmässig über den ganzen Dotterquerschnitt, sie führen auch den männlichen Vorkern und den Rest des Spermienleibes aus der Eimitte heraus; sie lassen endlich in einer entgegengesetzten und fast gleichzeitig einsetzenden Bewegung die beiden Vorkerne in der Eimitte sich zusammenlegen und auch den Spermienrest hier in den Zwischenwinkel gelangen, um ihn dann wieder fortzuführen. Verborgen sind dagegen die komplizierten Ursachen in diesem stetig andauernden Wechsel von Bewegungsvorgängen, mögen sie auch im allgemeinen in chemisch-physikalischen Prozessen zu suchen sein, welche im Laufe der inneren Befruchtung ausgelöst und unterhalten werden. Da sich ergeben hat, dass es vielfach bei allen diesen Hauptvorgängen durcheinander gerichtete Bewegungen gibt, die teils zentrifugal und teils entgegengesetzt verlaufen, so liegt die Annahme nahe, dass relativ einfache physikalische Bedingungen ihnen zu Grunde liegen können. Als

ob eine Diffusion die entgegengesetzte Wanderung der Eigranula in den Spermienkörper und der Spermiengranula in den Dotter hinein beherrschte, und als ob die beiden Protoplasmen der Geschlechtszellen eine ungleiche Konzentration besässen, die sich immer mehr ausgleichen muss, sobald die Oberfläche der Spermiengrundsubstanz zerklüftet und zerlegt ist, so müsste der sonst so kompliziert erscheinende Aufteilungsprozess der befruchtenden Spermie im Dotter aus den mikroskopischen Bildern herausgelesen werden. Gleichviel welche Nachweise die kommenden mikrochemischen Untersuchungen auch bringen werden, um die anscheinend unendlich verwickelten Veränderungen im Innern des befruchteten Eies auf eine einfache Formel zurückzuführen, morphologisch wird niemals ausser Acht gelassen werden dürfen, welche Rolle hierbei nicht nur die Protoplasmen, sondern auch die Kerne der beiden Geschlechtszellen spielen, deren substantielle Beziehungen zu dem sie umhüllenden Protoplasma auf meinen Präparaten infolge ihrer fast reinen Protoplasmafärbung völlig unsichtbar geblieben sind. Dass das Protoplasma, in dem ja alle jene oben geschilderten Ereignisse sich bemerkbar machen, nun alles allein leistet und z. B. auch die Kerne nur passiv hin und her schiebt, will ich nicht behauptet haben. In allgemeiner Übereinstimmung mit O. Hertwig (1b) meine ich, dass beide Gebilde, Protoplasma und Kern, bei jenen chemisch-physikalischen Prozessen aktiv beteiligt sind und nur in sehr mannigfaltiger und wohl ungleicher Weise verbunden eine gemeinsame Rolle spielen und durchführen.

Boveri (24), welcher in Übereinstimmung mit Van Beneden den Protoplasmaleib der Spermie „einer langsamen Entartung und Auflösung“ im Lauf des Befruchtungsprozesses anheimfallen lässt, hat auf seine Beobachtungen der Ascarisbefruchtung eine „neue Struktur der Zelle“ gegründet. Sie besteht in der Unterscheidung einer „spezifischen Substanz der Zelle“, des Archoplasmas, aus welcher ja die Substanz der Sphären hervorgeht, von den „übrigen Zellbestandteilen“. Die Fig. 10 und 11 von Boveri sollen die erste sichtbare Bildung dieser „spezifischen Substanz“ darstellen. Vorher soll die Kraft der Pikrin-Essigsäure „alle Bestandteile der Zellsubstanz: Grundmasse, Fäden, Körnchen und Dotterkörper zu einer homogenen, leicht vakuolisierten, durchsichtigen Masse, in der nur die Struktur der Kerne und des Archo-

plasmas sich erhält", noch nicht in dieser wie eine Reaktion sich äussernden Weise verquellen. Diese „Reaktion" bedeutet nach Boveri den „Nachweis" von der spezifischen Natur des Autoplasmas.

Ich habe mich niemals von der Richtigkeit dieser Angaben bei meinen Untersuchungen von in Pikrin-Essigsäure konservierten Ascariseiern zu überzeugen vermocht. Aber auch den weiteren Schilderungen Boveris kann ich nicht beipflichten. Die „gleichmässig körnige Substanz", welche auf den beiden Boverischen Figuren 10 und 11 die zentrierte Spermie hofartig umgibt, soll die sie dicht einhüllende Archoplasmakugel sein. Das Stadium der Fig. 10 und 11 liegt nach der Angabe Boveris „zwischen der Abtrennung des ersten und zweiten Richtungskörperchens" und ist ein Stadium, vor welchem jene Reaktion noch nicht „eintreten" soll. Auf meine Figurenreihe bezogen, liegt es zwischen den Fig. 39 und 40, dicht vor der Fig. 40, da auf ihr schon eben der Spermienkern dem Spermienkörper entschlüpft ist und beide aus dem Zentrum des zentralen Granulahaufens ein wenig verschoben worden sind. Das ist zugleich eine Phase, auf welcher der zweite zentrale Körnerhaufen noch nicht so gross und dicht infolge der oben geschilderten zentripetalen Strömungen geworden ist. Eine „spezifische" und „von den übrigen Zellbestandteilen verschiedene Substanz" soll das Archoplasma bedeuten, und eine „neue Struktur von der Zelle" sollen die Präparate der Pikrin-Essigsäure begründen? Niemals habe ich irgend eine Sicherheit in jener Reaktion konstatieren können. Aber ganz abgesehen davon, ist diese archoplasmatische Substanz nur ein zusammengedrängter Haufen von Protoplasmakörnchen, welcher aus oogenen und spermiogenen Granulis zusammengemischt ist, aus Granulis, welche aber auch sonst in dem ganzen übrigen Dotterbezirk nur in lockerer Weise anzutreffen sind.

Boveri hat weiter, nachdem er zuvor bemerkt hat, dass die Eier in den Zwischenstadien der Kernmetamorphose „von der Anordnung des Archoplasmas sehr verschiedene Bilder" liefern, angegeben, dass „er Präparate — gesehen, in denen die körnige Kugel — ungefähr in der Mitte des Eies in gleicher Weise fortbesteht." Demgegenüber hebe ich hervor, dass ich dieses Fortdauern der Granulazentrierung nicht gefunden habe. Es löst sich die zweite zentrale Körnerkugel, welche die Spermie

zur Zeit der zweiten Reifeteilung einhüllt, peripheriewärts in ihre Komponenten auf, wie ich das bereits in meinem Münchener Vortrag im III. Abschnitt geschildert habe, und wie es jetzt meine Fig. 42—45 zeigen. Damit unterstütze ich die Einwände, welche früher v. Erlanger und schon vor ihm Herla gegen Boveri erhoben haben, indem sie die Persistenz dieser Körnerkugel bis zu dem Moment bestritten, in dem wirklich das Zentrosom mit seiner Sphäre sichtbar wird. Nur handelt es sich dabei nicht, wie ich oben gegen Erlanger ausgeführt habe, um die „Resorption" einer „Detrituszone", sondern um die schliesslich gleichmässige Verteilung persistierender Protoplasmagranula. Ferner hat sich noch neuerdings Meves (4b) in dieser Hinsicht gegen Boveri geäussert; er hat in Übereinstimmung mit meinem Münchener Vortrag beobachtet, dass die „Plastochondrien sich zunächst stets durch die ganze Zelle verbreiten".

Das Stadium, in dem ich Sphäre und Zentrosom ungeteilt und eben gebildet habe beobachten können, ist schon kurz in meinem Münchener Vortrag (IV) beschrieben. Die Abbildungen dazu sind meine jetzigen Figuren 45 (für die Sphäre) und 65 und 66 für das Zentrosom. Meves hat kürzlich (4b) angegeben, dass die Attraktionssphäre als eine neue Ansammlung von Plastochondrien in der Eimitte entsteht, „neben welche die beiden Vorkerne zu liegen kommen (Fig. 3)". Das stimmt, soweit es sich um einen besonderen Granulahaufen und seine ungefähre Stelle im Dotter handelt, mit meiner früheren Darstellung überein. Wenn aber der zitierte Satz angeben soll, dass zuerst dieser eigentümliche Granulahaufen entstanden ist und dass sich dann die beiden Vorkerne ihm anlegen, so stimmt das nicht zu meinen Beobachtungen. Denn wie die Fig. 44 zeigt — und sie ist nach meiner obigen Beweisführung ein früheres Stadium wie die Fig. 45 — sind die Vorkerne schon zentriert, ohne dass jener eigentümliche Haufen, den ich früher als einen von „rötlichen", nicht von roten Granulis zusammengesetzten bezeichnet habe, sichtbar geworden ist. Als einen Haufen einfacher Plasmosomen, die um das sichtbar gewordene Zentrosom zusammengezogen worden sind, kann ich ihn nicht, wie Meves will, definieren. Ich halte seine Granula für etwas besonderes. Denn ich finde, dass diese Granula bei meiner Doppelfärbung zum Unterschied von den reinen Altmann-Präparaten, wie sie die Mevesschen

Fig. 3, 4 usw. zeigen, nicht wie die gewöhnlichen Plasmosomen rein rot gefärbt sind, sondern sich durch einen auffallenden Orangeton auszeichnen, den ich auf meinen Fig. 45 und 46 nur etwas kräftiger wiedergegeben habe. Die Plasmosomen, die ich im Dotter von einem bestimmten Stadium der Befruchtung an in spermiogene und oogene einteile, halten sich in der Hauptsache von dieser Stelle der orangefarbenen Granula frei. Wenn dann Zentrosom und Sphäre geteilt sind und der ganze Zentralapparat eine auffälligere Bildung geworden, so sind auch die orangefarbenen Körner den feinen Radiärfäden der Sphäre eingeordnet. Aber gleichviel ob man den Pol eines Muttersterns (Fig. 46 a) auf dem Stadium der Äquatorialplatte untersucht oder den noch nicht zurückgebildeten der Tochterzellen (Fig. 46 b), immer zeigt sich auf meinen Präparaten, dass die roten und schwarzen Plasmosomen jenen erwähnten Abstand einhalten oder höchstens am Rand der Sphäre zwischen ihre körnig-fädigen Spalten eindringen. Auffällig ist mir an lebenden Blastomeren geworden, dass sich die Körnchen an diesen Polstellen höchst ungleich verhalten. Während die den Radiärfäden eingefügten — und diese entsprechen den orangefarbenen Granulis meiner Doppelfärbung — nicht tanzen, führen die am Rand zwischen ihnen liegenden und ein wenig mehr lichtbrechenden Körner feine zitternde Bewegungen aus, wie ich sie auch sonst und in allen früheren Stadien des befruchteten Eies an den Protoplasmagranulis andauernd gefunden habe. Diese Beobachtungen sind es ausser den oben für den Zwischenwinkel beschriebenen, welche mich immer noch abhalten, die körnige Sphäre als eine „Plastochondrienkugel" zu definieren, wie es Meves jetzt getan hat.

Die Entscheidung über die Herkunft der körnigen Sphärensubstanz werden neue Untersuchungen zu bringen haben. Ich vermute, dass auch sie, sowie das Zentrosom selbst und die granulären Derivate des Spermioplasmas eine spermiogene Bildung bedeuten.

7. Zur Theorie der Befruchtung.

Wenn man wüsste, welche Bedeutung die Plasmosomen der Spermie, ihre Makrosomen wie Mikrosomen besitzen, liesse sich der Anteil des Protoplasmas an der Befruchtung umfassender definieren. Dass die Makrosomen

einen „männlichen Dotter“ repräsentieren (v. Erlanger) oder dass sie „rein mechanische Funktionen“ (A. Mayer) führen und einen „festen Schutzpanzer für den Kerm“ bilden, welche ihn „gegen den Druck des Eies“ bei der Wanderung der Spermien von der Vagina an bis zum Receptaculum seminis sichern, erscheint nach meinen Beobachtungen über ihren weitgehenden Anteil an der Befruchtung als eine nur sehr äusserliche Betrachtung. Da sich gezeigt hat, dass jener Altmannschen These „Omne granulum e granulo“ entsprechend die Makrosomen sich zu vervielfältigen und zu vermehren vermögen, dass sie infolge sehr komplizierter Prozesse gleichmässig sich im Dotter verteilen, dass sie endlich, und dies gilt auch, wenigstens zum Teil, für die Mikrosomen, in dem Protoplasma der Blastomeren als seine Komponenten persistieren, so müssen sie eine tiefere Bedeutung als die eines Nährmateriales oder gar eines Schutzpanzers haben.

Für Fällungsgranula [1]) im Sinne von A. Fischer halte ich

[1]) M. Heidenhain (Plasma und Zelle 1, S. 398) hat behauptet, ich hätte in meiner Untersuchung über Drüsenprotoplasma (Arch. f. Anat., 1899, S. 284) die Altmannschen Granula der Drüsenzellen als Artefakte hingestellt. „Es mag wahrscheinlich sein, dass die in der einzelnen Wabe enthaltene Vielzahl von Körnchen, welche gelegentlich durch Fällung produziert werden, Artefakte sind, nämlich aus einer Zertrümmerung des reduzierten Granulums hervorgehen. Nie aber kann daraus geschlossen werden, dass die soliden Granula unserer fixierten Präparate, welche doch schon in frischem Zustande sich isolieren lassen und so oft in schönster Weise als homogene Vollkugeln gefärbt werden können, zu den Artefaktbildungen gehören. Die Resultate von Held beruhen vielmehr darauf, dass die Granula vieler Drüsen . . . . . . auffallend schwer konservierbar sind und in der Tiefe des Präparates fast immer zerstört werden.“

M. Heidenhain hat meine Arbeit mehr wie flüchtig gelesen. Ich habe vielmehr in Übereinstimmung hierin mit E. Müller, Solger und Flemming und im ausdrücklichen Gegensatz zu R. Krause hervorgehoben (S. 286—288), dass die Sekretgranula keine Fällungsgranula sein könnten, weil sie am lebendfrischen Präparat „sehr deutlich“ und „auffallend klar“ zu sehen wären. Diesen Befund habe ich ausserdem in zwei Abbildungen illustriert. Andererseits habe ich auf Grund vieler Beobachtungen gezeigt, dass die Drüsengranula als Produkte des Protoplasmas eine ungleiche Beschaffenheit besitzen und teils „tropfbar flüssig“ und „zähflüssig“, teils „festere Körner“ sind. Dementsprechend werde ihre Substanz entweder fein granulär ausgefüllt oder „in toto erhärtet“ konserviert. Die zitierten Sätze beruhen also auf einer hochgradigen Entstellung meiner Untersuchugen; sie sind die Kritik eines Resultates, welches M. Heidenhain sich erst konstruiert hat.

sie nicht und zwar deswegen, weil sie wachsen und sich teilen und vermehren können. Aber haben sie irgend eine bioblastische Bedeutung? Nicht im Sinne von Altmann meine und frage ich dies, welcher das Protoplasma in eine Summe von Granulis, in eine Kolonie von Bioblasten als den eigentlichen Elementarorganismen hat auflösen wollen. Aber es bliebe trotzdem zu untersuchen, welche Rolle diesen morphologischen Gebilden oder Elementen des Protoplasmas im Leben der Zelle zukommt. Hierüber fehlen leider immer noch neue und entscheidende Beobachtungen. Denn die Untersuchungen von Altmann und seiner Schüler über die Vorgänge bei der Fettresorption oder bei der Bildung des Drüsensekrets haben nur ihre aktive Mitwirkuug bei diesen Prozessen wahrscheinlich machen können, eine Wahrscheinlichkeit, welche allerdings die sich anschliessenden neueren Untersuchungen von Arnold in hohem Grade gesteigert haben. Wie brennend diese Frage im Laufe der Zeit geworden ist, zeigt ohne weiteres die stetig anwachsende Flut der modernen Zelliteratur über die Form und Bedeutung der Mitochondrien, Plastidulen, Plasmosomen, Chondriokonten, Chondriosomen, Plastochondrien, Plastokonten, Plastosomen und wie sie alle heissen mögen, Gebilde des Protoplasmas, welche auch nach meiner Meinung mehr oder weniger miteinander identisch sind und mehr oder weniger auch im Grunde genommen neue Namen für die Altmannschen Körner und Fäden sind, welche Altmann seinerzeit unglücklicherweise mehr mit spekulativen Betrachtungen umgeben, als mit einem guten Namen ausgerüstet hatte. Es versteht sich von selbst, dass es mir völlig fern liegt, die vielen und wichtigen Einzelheiten und Gesichtspunkte verkleinern zu wollen, welche die Untersuchungen von Benda, Arnold, Meves, Duesberg, Regaud und seiner Schüler gebracht haben, und wofür ich an dieser Stelle nur auf das umfassende Referat von Duesberg (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1912) verweisen kann.

Aus dieser Nomenklatur habe ich den von Arnold zuerst gebrachten Namen der Plasmosomen übernommen, trotzdem von Meves und Duesberg z. B. die Arnoldschen Angaben als unsicher und die Plasmosomen nur „zu einem sehr geringen Teil“ (Meves) mit den Altmannschen Granulis oder den Mevesschen Plastochondrien identisch bezeichnet worden sind.

Dieser Vorwurf ist nach meiner Meinung nicht völlig und ohne weiteres gerechtfertigt. Zweitens ist die Bezeichnung Plasmosom eine gute, besser wie eine andere. Den ebenso handlichen und für Körner, Körnerfäden und Fäden auch gemeinsam anwendbaren Ausdruck „Plastosomen" (Meves) würde ich gewählt haben, wenn ich überzeugt wäre, dass diese fraglichen Elemente im Protoplasma wirklich jene Bedeutung einer Bildungseinheit besitzen und eine allgemeine Anlagensubstanz der embryonalen Zellen abgeben, aus welcher dann zur Zeit der histogenetischen Periode die Myofibrillen, Neurofibrillen, Epidermisfibrillen, Sehnenfibrillen usw. durch Umwandlung hervorgehen.

Diesen Nachweis vermag ich noch nicht als geführt zu betrachten. Wäre er es, so würde er zugleich den vorzüglichsten Hinweis enthalten auf die Rolle, welche die Plasmosomen der Spermien, oder umfassender gesagt die beiden Geschlechtszellen im Befruchtungsprozess zu spielen haben. Denn dann müssten sie ja auch einen „Faktor der Vererbung" vorstellen, wie dies zuerst Benda hypothetisch geäussert hat, als er irrtümlicherweise die Mitochondrien der Geschlechtszellen für eine „spezifische" Struktur gehalten und für verschieden von den Altmannschen Körnern und Fäden erklärt hatte. Seine „bestimmte Voraussage, dass die Mitochondrien, ebenso wie sie individualisiert die Mitose überdauern, auch als individualisierte Bestandteile der männlichen Geschlechtszellen innerhalb der weiblichen wieder erscheinen und an der Befruchtung teilnehmen", hat sich ja erfüllt. Dass sie einen „Faktor der Vererbung" repräsentieren, ist dagegen bisher immer noch eine einfache Vermutung geblieben, welche auch die Mevessche Untersuchung nicht hat illustrieren können, weil ihr bereits der Nachweis fehlt, dass wirklich die Granula der Spermie als solche in den Blastomeren persistieren. Aber ich unterstütze diese Hypothese von dem Gedankengang aus, dass jede Substanz eine unmittelbare Vererbungssubstanz bedeuten muss, welche von den Geschlechtszellen her den Befruchtungsprozess durchläuft und nun, da sie sich zu teilen und zu vermehren vermag, das Leben einer Zellengeneration hindurch als auffälliges Gebilde ihres Protoplasmas andauert. Über ihre derartige Bedeutung fehlt dagegen jeder Anhaltspunkt. Auch könnte aus ihrem Verhalten nicht abgeleitet werden, dass nur die kontinuierlichen Substanzen und nicht alle neuen chemischen Verbindungen Vererbungsfaktoren sind.

Nach Meves (4) erscheinen nun die „Plastosomen überhaupt als der einzige Bestandteil des Protoplasmas, welcher bei der Befruchtung wirksam sein kann“. Die Zwischensubstanz könne dieses nicht, weil sie z. B. „bei der Histogenese des Säugetierspermiums — bis auf einen kleinen Rest abgeschnürt wird, der als Hülle um das Verbindungsstück zurückbleibt“. Zu einseitig zum mindesten erscheint mir dieser Einwand, den sich Meves selbst gemacht hat. Es käme zunächst darauf an, zu zeigen, was der Rest für feinere Strukturteile führt und ob diese später im Dotter zugrunde gehen oder nicht. Die Kleinheit kann an und für sich kein sicheres Merkmal dagegen sein, so lange man nicht die Möglichkeit seiner Persistenz und vor allem die Grösse seiner Teilung und Vermehrung beurteilen kann. Da Meves nur mit der Altmannschen Methode die Granula der Spermie untersucht hat, so versteht seine Betrachtung unter den Plastosomen meine Makrosomen. Sie hat also bereits alle Mikrosomen ausser Acht gelassen. Da diese aber ebenfalls, wenn auch vielleicht nur zum Teil, im Dotter des befruchteten Eies erhalten bleiben und in den ersten Blastomeren weitergeführt werden, so muss jene Auffassung dementsprechend geändert und erweitert werden. Und was die Zwischen- oder Grundsubstanz der Ascarisspermie anbetrifft, so zeigen meine Beobachtungen, dass sie in sehr feiner Weise im ganzen Eidotter verteilt wird; was aus ihr wird, ist nur eine offene Frage geblieben, weil die Methode fehlt, ihre Umsetzungen zu verfolgen. Das Resultat ist, dass die Plasmosomen der Spermie sicherlich eine gewisse Bedeutung für den Prozess der Befruchtung besitzen. Wie gross er einzuschätzen ist, kann dagegen dem augenblicklichen Stand der Untersuchung nicht mehr entnommen werden.

Trotz dieser Einschränkung ist für die morphologische Definition der Befruchtung immerhin schon eine Summe wichtiger Einzelbefunde verfügbar, von denen nur zu untersuchen wäre, welche wesentlich und somit für die Theorie der Befruchtung die wichtigsten sind. Wenn die Befruchtung eine Vereinigung zweier Geschlechtszellen ist, welche eine neue Generation von Zellen herbeiführt, so fragt sich jetzt in erster Linie, welche feineren Einzelvorgänge dieselbe ihrer Form nach bestimmen.

Das Eindringen der Spermie in das Ei gehört noch nicht zu den eigentlichen Befruchtungsprozessen, wenn es auch die

notwendige Einleitung zu denselben ist. Auch die Anwesenheit der Spermie im Ei ist an und für sich noch nicht das Zeichen, dass nun die Befruchtung begonnen hätte. Denn es finden sich genug Eier, die, wie schon Van Beneden betont hat, trotz der eingedrungenen Spermie nicht zur Entwicklung gebracht worden sind, weil sie unbefruchtet geblieben. Die erste Frage, die sich also bei jener Definition erhebt, ist diejenige nach dem Beginn des eigentlichen Befruchtungsvorganges.

Van Beneden hat ihn sehr spät angesetzt. Erst wenn das zweite Richtungskörperchen ausgestossen worden und die beiden Vorkerne sich gebildet haben, beginnt nach seiner Theorie vom Kernersatz die Befruchtung. Mit dieser Rechnung stimmen meine Untersuchungen nicht überein, weil sie den von Van Beneden übersehenen Prozess nicht ausser Acht lassen können, welcher sich lange vor der Periode der Vorkerne an dem Protoplasma der Geschlechtszellen abgespielt hat. Und ebensowenig wie das Protoplasma der Zelle gegenüber ihrem Kern eine bedeutungslose Substanz ist, wird sicherlich, wenn man nicht die Geschlechtszellen als einseitig differenzierte Ausnahmen behandeln will, auch dasjenige der Geschlechtszellen nicht ohne tieferen Einfluss auf das Wesen der Befruchtung sein. Auch wenn es richtig ist, dass die Kerne der beiden Geschlechtszellen und in ihnen wiederum die Chromosomen die Hauptrolle bei der Befruchtung durchzuführen haben und dass sie, wie es O. Hertwig und Strasburger ausgeführt, die hauptsächlichste Erbmasse bedeuten, bliebe immer noch zu untersuchen, ob das Protoplasma an der so gut wie ganz in Dunkel gehüllten Bildung der chromatischen Substanz völlig unbeteiligt ist. Auf eine solche Mitbeteiligung lässt die Tatsache schliessen, dass ganz allgemein sowohl bei der charakteristischen Differenzierung der Vorkerne im befruchteten Ei wie bei derjenigen der Gewebszellenkerne zur Zeit der Mitose die Bildung der Chromosomen nie im Innern des Kernraumes, sondern immer ganz dicht unter der dem Protoplasma zugewendeten Kernmembran beginnt, welche sicherlich keine Scheidewand zwischen Kern und Protoplasma und ihren chemischen Prozessen darstellt oder etwa eine semipermeable Membran ist, die nur den Übergang von Kernstoffen in den Zelleib, wie z. B. bei der Bildung der Chromidien oder der Nisslkörper zulässt, während sie allen Protoplasmastoffen den Eintritt in den Kernraum ver-

wehrt. Gleichviel, welches Ergebnis auch eine Untersuchung über die Grösse des Protoplasmafaktors bei der Zusammensetzung der chromatischen Kernsubstanz zeitigen wird, so ist jedenfalls die Definition der Befruchtung unzulänglich, wenn sie nicht den Anteil des Protoplasmas mit angibt.

Lange bevor nun die chromatische Differenzierung des männlichen und weiblichen Vorkerns vor sich geht, ist das Protoplasma des Eies mit dem Protoplasma der Spermie ausgiebig vermischt und, wenn man so will, von ihm befruchtet worden. Denn eine einfache Vermischung ist dieser Vorgang keineswegs, da die Protoplasmen der beiden vereinigten Geschlechtszellen alsbald eine auffällige Veränderung hierbei erfahren. Denn sie zeigen beide eine bestimmte und für alle weiteren Prozesse wichtige typische Reaktion. Die eine ist die Umfärbung der Spermiengrundsubstanz, die zweite die Vermehrung und Umordnung der Eigranula. Beide Reaktionen sind, trotzdem sie ungleichzeitig erfolgen, wechselseitige. Das Spermioplasma reagiert nur schnell und unmittelbar auf den Einfluss des Dotters, das Ooplasma dagegen träger auf den der eindringenden Spermie. Die erstere ist eine chemische Veränderung, die zweite dagegen ein komplizierterer und schon biologischer Vorgang. Und er ist nach meiner Meinung das Zeichen dafür, dass nun das Ooplasma dem befruchtenden Einfluss der Spermie erlegen ist, einem Einfluss, welcher, wenn die obige Vermutung richtig ist, auf der Diffusion chemischer spermiogener Substanzen beruht. Denn eine auch nur minimale Ausbreitung von morphologischen Anteilen des Spermioplasmas ist zu dieser frühen Zeit noch nicht erfolgt. Die reaktive Umfärbung der Spermie, so auffällig sie auch sein mag, kann noch nicht das Anzeichen dafür sein, dass die Befruchtung eingesetzt hat. Wiederholt habe ich solche Eier gefunden, in deren Dotter die ungefärbte Spermie eingeschlossen lag, deren Granulastruktur aber unverändert geblieben war. Dieser Befund verlegt also das histologische Merkmal für den Beginn der eigentlichen Befruchtung in den Zeitabschnitt, in welchem die Vermehrung der Eigranula eingesetzt hat. Wichtig wäre es, zu untersuchen, ob so, wie dieser Reaktion des Eiprotoplasmas die Veränderung der Spermiengrundsubstanz voraufgeht, auch jenem späteren und sicher viel komplizierteren Ereignis, das sich an den beiden Vor-

kernen abspielt, ein Prozess unmittelbar vorhergesetzt ist, welcher die Bildung der Chromosomen in ihnen zur Folge hat. Jedenfalls aber kann der Beginn der Vorkerndifferenzierung nicht der Anfang der eigentlichen Befruchtung überhaupt sein, sondern nur denjenigen anzeigen, welchen die Kerne der Geschlechtszellen zu ihrem Teil vermitteln.

Sowohl nach der Hertwigschen Theorie wie nach derjenigen Van Benedens, deren Unterschiede noch genauer zu analysieren wären, sind die Kernprozesse die Hauptsache; nach Van Beneden bilden sie sogar die einzigen morphologischen Ereignisse von solcher Bedeutung. Während Hertwig dem Protoplasma, und besonders dem des Eies, einen wenn auch geringen Anteil an der Vererbung zuschreibt, ist nach Van Beneden das Protoplasma der Spermie so gut wie garnicht beteiligt, weil es im Dotter degeneriere.

Nun hat sich gezeigt, dass das Spermioplasma den Eikörper befruchtet, indem es sich in feinster Weise in ihm verteilt und ihn völlig durchdringt, aber ohne die Besonderheit seiner Plasmosomen aufzugeben und verschwinden zu lassen, und schliesslich zusammen mit dem Ooplasma den Leib der neuen Tochterzellen aufbaut. Eine chemische Verbindung kann also dieses neue Protoplasma der Embryonalzellen nicht schlechthin vorstellen. Es ist wenigstens zu einem Teil eine Kombination spermiogener und oogener Plasmosomen. Welche Bedeutung ihr im Leben der Zellen zukommt, ist dagegen heute nur schwer und unsicher zu beantworten, da man nicht weiss und rein morphologisch auch wohl kaum entscheiden wird, welche Funktion die Plasmosomen auszuüben haben. Ob ihre Substanz chemisch oder mehr physikalisch verschieden ist, darauf weist nicht nur der Erfolg ihrer Differenzfärbung, sondern auch im allgemeinen die weitgehende sexuelle Differenzierung eines Organismus hin. Dagegen ist die Frage schon nicht mehr zu prüfen, ob sich nach der Befruchtung in der neuen Plasmakombination die substantielle Beschaffenheit dieser Gebilde des Protoplasmas infolge gemeinschaftlicher oder konkurrierender Stoffwechselprozesse mit der Zeit und früher oder später ändert, so dass sie sogar nach bestimmten Richtungen in den einzelnen Geweben determinierend wirken könnte. Auf die Möglichkeit einer derartigen Umbildung oder Beeinflussung

der Plasmosomensubstanz wirft eine meiner Beobachtungen. auf die an dieser Stelle eingegangen sein mag, ein Licht. Immer geringer wird in der Periode der Furchung die während der ganzen Befruchtung so auffällig grosse und ursprüngliche Färbungsdifferenz der Plasmosomen beider Geschlechtszellen. Sie ist noch ganz erheblich zur Zeit der Vorkerne, immerhin aber schon ein wenig vermindert gegenüber der Zeit der Spermienzentrierung. Sie ist deutlich herabgedrückt in den Blastomeren. um in den Zellen der Gastrula noch weiter zurückgebildet zu sein. Ganz verschwindet sie jedoch nicht. Wenn die zunehmende Dicke der Eischale und die dadurch erschwerte Konservierung der Plasmosomen nicht die Ursache für diese Erscheinung sein sollte, so wird sie am besten aus der Annahme solcher Umänderungen erklärt werden müssen. Ihre Richtigkeit wäre dann vor allem bei der Reifung der Geschlechtszellen zu prüfen, ob etwa ein bestimmter Gehalt von Plasmosomen der einen oder anderen Art sich qualitativ ändert oder gar zugrunde geht, was eine intraplasmatische Reduktion bedeuten würde. Oben in der Einleitung habe ich auf das Geheimnis der gelben Eigranula hingewiesen. Ich hebe an dieser Stelle hervor, dass es in Hinsicht auf das Verhalten der gelben Eigranula zwei Arten von Eiern gibt; solche, bei denen sie sich leicht entfärben lassen und solche, wo ihre Differenzierung nur schwer gelingt. Die Richtungskörper eliminieren bei Ascaris nur eine geringe und ungleiche Art der Plasmosomen im einzelnen Fall. Beide eliminieren nach meinen bisherigen Beobachtungen hauptsächlich gelbe Eigranula, vereinzelte schwarze und dann eine sehr wechselnde Zahl roter spermiogener Plasmosomen. Von diesen letzteren weist das erste Richtungskörperchen nur ganz selten einzelne heraus. während das zweite Richtungskörperchen regelmässig eine gewisse Anzahl von Derivaten der eben erst in das Ei eingeführten Spermienmakrosomen wieder entfernt. Immerhin ist dieser etwas bunte Vorgang auffällig, sein Sinn aber nicht ohne weiteres klar.

Ist jene Plasmakombination immer die Folge der Befruchtung? Was für Ascaris megalocephala gezeigt worden, wird an neuen Beispielen geprüft werden müssen. Die Untersuchungen von Meves (4 c) an der Befruchtung von Parechinus miliaris, Phallusia mamillata können nur zeigen, dass die Spermie ihre Protoplasmagranula in

das Ei einführt. Was aus ihnen wird, vermag die angewandte Einfachfärbung nicht mehr zu entscheiden. Auch die vor kurzem erschienene Untersuchung über die Befruchtung bei Filaria papillosa vermag aus dem gleichen Grunde kein tieferes Resultat zu offenbaren, obwohl sie mehr zeigt, nämlich eine Ausstreuung der unveränderten groben Spermiengranula in einem gewissen Bezirk des Dotters, welche nach dem Typus A von Ascaris zu erfolgen scheint. Der Mevessche Befund bei Parechinus miliaris, wonach das Mittelstück der Spermie nur in die eine der beiden ersten Blastomeren und anscheinend in völlig unverändertem Zustand überführt wird, ist noch kein Beweis dafür, dass die Protoplasmen der Blastomeren und der späteren Gewebszellen keine derartigen Kombinationen mehr sind. Denn es hat der fragliche Befund nicht erwiesen, dass dieses so ungegliederte und allein gefärbte Gebilde des Mittelstückes auch das ganze wirkende Spermioplasma repräsentiert. Wenn sich ausschliessen lässt erstens, dass die Seeigelspermie keine den Ascarismikrosomen z. B. vergleichbare Granula enthält, und dass zweitens die Altmannsche Fuchsinfärbung niemals heterogene Gebilde in sonst homologen Zellen darstellt, so wäre erst dann eine eindeutige Schlussfolgerung gegeben.

Noch schwieriger ist die Entscheidung über das Protoplasma der späteren Gewebszellen. Zwar habe ich in den Zellen des ausgewachsenen Pferdespulwurms hier und da, wie z. B. in den Hodenepithelien und in den Wandzellen des Uterus, different gefärbte Granula und Fäden in ihrem Protoplasma gesehen. Ein zwingender Beweis für die Fortdauer der anfänglichen Plasmakombination ist jedoch nach meiner Meinung dieser einfache Farberfolg noch nicht. Hierzu wäre die Untersuchung einer geschlossenen Reihe von Entwicklungsstadien notwendig, wie ich sie hier für den Abschnitt der Befruchtung habe geben können. Jener Befund an den Ascarisgewebszellen ist nur ein Hinweis und nicht mehr wie eine Vermutung. Trotzdem ist meine Hypothese, dass alle aus der Befruchtung hervorgegangenen Zellen solche Plasmakombinationen sind.

Vergleicht man den Zustand der Plasmakombination am Ende der Befruchtung, etwa zur Zeit der Bildung von Zentrosom und Sphäre, mit demjenigen in der Phase der ersten Reifeteilung, so ergibt sich, dass die Zahl der spermiogenen und oogenen

Plasmosomen ungefähr die gleiche geworden ist. Im Anfang überwiegt die Menge der Eiplasmosomen ganz beträchtlich. Der Befruchtungsprozess gleicht die ursprüngliche Mengendifferenz der Plasmosomen der so verschieden grossen Geschlechtszellen aus. Das ist ein indirekter Hinweis auf die allgemeine Bedeutung dieser Gebilde des Protoplasmas und ein direkter auf die besondere Qualität der Spermienmakrosomen, deren grössere Teilungsenergie es ist, welche innerhalb des Dotters diesen Ausgleich herbeiführt.

Van Beneden hat gezeigt, dass beide Geschlechtszellen für den Vorgang der Befruchtung eine ungefähr gleiche Menge chromatischer Kernsubstanz liefern; wenigstens ist die Zahl der Chromosomen bei beiden die gleiche und wird auch bei allen weiteren Zellen, die aus ihm im Prozess der Zellteilung hervorgehen, konstant erhalten. Dem Anschein nach wird für das Blastomerenplasma ein dem Kern entsprechendes Resultat herbeigeführt. Wenn neue Untersuchungen die allgemeine Gültigkeit jenes Zustandes der Plasmakombination am Ende der Ascarisbefruchtung erweisen sollten, so wäre dann der Sinn des Hertwigschen Satzes: „mögen Ei- und Samenfäden an Grösse auch noch so sehr voneinander abweichen, so enthalten sie doch stets äquivalente Mengen von wirksamer Kernsubstanz", dementsprechend auch auf das Protoplasma und seine Plasmosomen anwendbar.

Dass das Wesen der Befruchtung in erster Linie durch die Kerne der Geschlechtszellen bestimmt wird, wofür die neuen Experimente O. Hertwigs und seiner Schüler (1 d) zu sprechen scheinen, daran vermag meiner Meinung nach der Nachweis von dem Anteil ihres Protoplasmas vorläufig nicht viel zu ändern. Aber et ist nicht sicher erwiesen, dass das Radium nur das Chromatin der Geschlechtszellen beeinflusst, weil der mikroskopischen Analyse dieser Versuche nicht mehr wie eine elektive Kernfärbung zu Grunde gelegt worden ist. Zweifellos sind jedoch die Kerne Organe der Zellen von höherer Ordnung. Trotzdem lässt sich jetzt feststellen, welche Konsequenz jener Nachweis für die morphologische Definition der Befruchtung hat.

O. Hertwig hat auf Grund seiner Untersuchungen an Toxopneustes das Wesen der Befruchtung als eine Vereinigung von Ei- und Samenkern bezeichnet und als Ergebnis seiner

zusammen mit R. Hertwig (1a) ausgeführten Experimente den für die Theorie so wichtigen Zusatz gemacht, „dass nur dann, wenn die Substanzen von Ei- und Samenkern sich ganz durchdringen, Kerne entstehen, welche mit allen für die weitere Entwicklung nötigen Lebenseigenschaften ausgerüstet sind“.

Hingegen hat Van Beneden seine Beobachtungen an der Ascarisbefruchtung angestellt, bei welcher Ei- und Samenkern sich nicht vereinigen. Vielmehr entwickeln sich in beiden Kernen, dem männlichen und weiblichen Vorkern, für sich ihre chromatischen Substanzen zu den an Zahl gleichen Chromosomen. Dann tritt die erste Furchungsspindel auf, welche die männlichen wie weiblichen Chromosomen halbiert und die halbierten Chromosomen auf beide Spindelpole verteilt, wo sie sich erst jederseits zu einem bläschenförmigen Tochterkern vereinigen, in welchem sie aber bald sich verteilen und unsichtbar werden.

Vergleicht man beide äußerlich so verschiedenen Befruchtungstypen miteinander, so erhebt sich wohl als erste Frage die nach den feineren Vorgängen, welche bei der sekundären Vereinigung der männlichen und weiblichen Chromosomenhälften vor sich gehen. Ist diese nachträgliche und späte Vereinigung auch eine Durchdringung der zunächst elementar aufgeteilten chromatischen Substanzen des Ei- und Samenkerns im Hertwigschen Sinn? Oder ist es, wie Van Beneden gedacht, trotz der äusserlichen Umgrenzung mit einer einheitlichen Kernmembran eine Nebeneinanderfügung, deren unsichtbar werdender Zustand nur so schwer zu prüfen ist? Die zweite Frage ist dem Prozess der unmittelbaren Vereinigung von Ei- und Samenkern, wie er sich im Toxopneustestypus zeigt, zugewendet. Dass die beiden Kernsäfte zusammenfliessen und sich durchdringen müssen, ist klar. Aber was wird mit dem Kerngerüst und dem auf ihm verteilten Chromatin? Betrachtet man hierauf hin die Hertwigschen Figuren, so fehlt ihnen jenes histologische Detail, welches erst diese Hauptfrage prüfen und entscheiden lassen würde.

Van Beneden hat aus dem Ascaristypus erschlossen, dass niemals eine Vereinigung oder Durchdringung der beiderseitigen chromatischen Substanzen erfolgt. Ferner sollen bei allen weiteren Zellteilungen die männlichen und weiblichen chromatischen

Substanzen sich nicht vermischen. Als ihm dann eine spekulative Betrachtung der Richtungskörperbildung beim Ei und der Ausstossung chromatischer Substanz aus den Spermatozyten gezeigt hatte, dass der Sinn beider Ereignisse einander und der späteren Befruchtung entsprechen könnte, war die Van Benedensche Theorie der Befruchtung entstanden. Sie ist ein Ersatz ausgestossener Chromosomen. Jede aus der Befruchtung hervorgegangene Zelle ist in Hinsicht auf ihren aus männlichem und weiblichem Chromatin zusammengefügten Kern ein Hermaphrodit. Solche Kernzwitter sind auch das unreife Ei und der unreife Spermatozyt. Zu reinen Geschlechtszellen werden sie erst, sobald beide in entgegengesetzter Weise das Ei die männlichen und der Spermatozyt die weiblichen Chromatinsubstanzen ausgestossen haben. Ihren Ersatz besorgt dann wiederum die Befruchtung.

Unter dem Eindruck der Beobachtungen Van Benedens hat später (1c) O. Hertwig die Bemerkung von der „ganzen Durchdringung" der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz geändert; es könnten ja in den sonst einheitlich gewordenen Kernen die noch aus Kerngerüst, Kernsaft und Kernmembran bestünden, die Chromosomen selbständig bleiben, wo dann aber keineswegs ausgeschlossen sei, dass sie nicht im Verlauf der späteren Kernteilungsprozesse ihre Substanzteilchen vermischten.

Trotz dieser Modifikation stehen sich also beide Theorien der Befruchtung unvermittelt gegenüber. Sie scheinen unvereinbar zu sein. Denn die Hauptfrage ist letzten Endes nicht die, wie sich die beiden Kerne der Geschlechtszellen äusserlich vereinigen ob sie direkt oder promitotisch als Ei- und Samenkern verschmelzen, oder ob die entsprechenden Spalthälften ihrer Chromosomen erst metamitotisch einen Tochterkern zusammensetzen, sondern diejenige nach der inneren Art der Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz.

Für das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanzen, für ihre Autonomie, haben sich Häcker (24) und Rückert (25) auf Grund ihrer Beobachtungen an der Befruchtung bei Cyclops ausgesprochen. Es ist in der Tat eine schwerwiegende Erscheinung, dass bei Cyclops die Geschlechtszellenkerne sich nur eng aneinander legen und dass in den folgenden Mitosen die Chromosomengruppen immer wie väterliche

und mütterliche geordnet geführt werden, ja dass noch lange Zeit hindurch die Zellenkerne als histiologische Doppelkerne auftreten. Selbst in den Urgeschlechtszellen tritt nach Häcker noch der „gonomere Kernzustand“ deutlich hervor.

Zu den eindringlichen Beobachtungen und Ideen Van Benedens über den Befruchtungsprozess sind die nicht minder weitreichenden Untersuchungen von C. Rabl über Zellteilung (26) hinzugekommen, welche erst mit ihrer Theorie von der Kontinuität der Chromosomen die allgemeine Organisation des Kerns erschlossen und dadurch eine Begründung geschaffen haben, welche weder jenes Zellengesetz der Chromosomen noch die Auffassung der Richtungskörperbildung usw. an und für sich enthalten. Es ist bemerkenswert, dass die so intuitiven Schlussfolgerungen Rabls über den Bau des Kernes von seinen Beobachtungen an den Vorgängen bei der Mitose ausgegangen sind, welche ja gewissermassen die Entwicklung des Kernes ist.

Die Rablsche Theorie der Chromosomenkontinuität fasst letzten Endes die „primären Kernfäden“ resp. ihren immer erhalten bleibenden Rest als die wichtigsten Gebilde auf. Ihre Zahl und Ordnung entspricht derjenigen der Chromosomen eines jungen Tochterknäuels oder eines Mutterknäuels. Nur ist das Strukturbild der sog. Ruhekerne nicht ohne weiteres klar, weil die primären Fäden bei der Umbildung des Tochterknäuels sekundäre, tertiäre Fäden usw. aussenden, die mit ihren Zweigen schliesslich jenes mit den ausgebreiteten chromatischen Substanzen fein durchsetzte Kerngerüst liefern.

So wiederholt sich in dem allgemeinen Strukturproblem des Zellkerns die Frage, welche die verschiedenen Theorien der Befruchtung in den Mittelpunkt der Forschung gestellt haben, ob immer noch und andauernd auch die feinste Verteilung der chromatischen Substanzen ihrer Herkunft entsprechend gesondert gehalten wird. Wenn in den jungen Tochterknäueln die während der Mitose selbst so auffällig und vollständig voneinander getrennten Chromosomen sich zu vereinigen und zu verbinden anfangen, oder wenn in den frühesten Stadien des sich differenzierenden Mutterknäuels die Chromatine oder ihre noch blassen Vorstufen sich um den hypothetischen Rest der primären Fäden anzuhäufen anschicken, ist auch dann eine vollkommen reinliche und jede Durchmischung ausschliessende Wanderung der Chromatin-

teilchen eingehalten? Wenn die Reste der primären Kernfäden eine verschiedene Affinität besitzen für die ihnen zuströmenden Substanzen, und diese Annahme hat sehr viel für sich, so wird ihre Bewegung nicht beliebig durcheinander gehen können, sondern geordnet und geregelt verlaufen müssen. Zum Unterschied von den sich ausbreitenden und wandernden Chromatinsubstanzen und besonders ihrer Vorstufen wären somit auch die primären Fäden, oder besser gesagt ihr Rest, Elemente des Kerns, während die Chromosomen der Mitose erst als Gebilde von sekundärer Grösse zu gelten hätten, worauf bereits ihre in den verschiedenen Phasen des Zellebens so wechselvolle Form hinweisen kann.

Mit den primären Kernfäden identifiziere ich nun die in dem Spermienkern der Fig. 20 durch eine minutiöse Silberfärbung sichtbar gewordenen Gebilde, welche dem allgemeinen und sehr feinen Kerngerüst als etwas auffallendere und besonders gekörnte Fäden eingelassen sind, mag auch die Methode jede Beziehung von chromatischen Substanzen zu ihnen verborgen gelassen haben. Das ist ein weit entferntes Ziel, um so weiter entfernt, als alle methodischen Aussichten hierauf so gut wie völlig fehlen, die Ausbreitung und Wiederanhäufung der sich umsetzenden chromatischen Substanz von und zu den primären Fäden aufzuklären und festzustellen. Dann wird von diesem Gesichtspunkt aus auf den Begriff der Substanzdurchdringung zurückzukommen sein, der theoretisch nicht so einfach ist, wie er zunächst erscheint. Anschaulich ist er mir geworden zwar nicht am Kern, aber am Protoplasma des befruchteten Eies, als ich im Mikroskop die neue Kombination spermiogener und oogener Plasmosomen im differenten Farbenbild erblickte. Die Protoplasmen beider Geschlechtszellen haben sich durchdrungen, das ist keine Frage. Aber nicht, um ineinander aufzugehen und als solche völlig zu verschwinden, sondern um ausser unsichtbaren chemischen Verbindungen die beiden Arten von Plasmosomen als selbständige und morphologisch getrennte Gebilde weiter zu führen und zu erhalten, welche die Geschlechtszellen jede für sich entwickelt hatten. Eine totale Durchdringung kann dieses Resultat nicht sein. Denn dann müssten die Plasmosomen miteinander verschmolzen sein.

Als ein Gegenstück zu der Vereinigung der Kerne der Geschlechtszellen, wie sie im Lichte der Ideen Van Benedens

und derjenigen von C. Rabl erscheint, fasse ich diejenige ihrer beiden Protoplasmen auf. Wie jene eine neue und darum verjüngend wirkende Kombination spermiogener und oogener Chromosomen innerhalb eines einheitlichen Kernraumes entstehen lässt, so liefert die Vereinigung der beiden Protoplasmen der Geschlechtszellen eine ihr entsprechende von Plasmosomen. Beides mag im einzelnen und vor allem in Rücksicht auf die von diesen morphologischen Gebilden im Leben der Zelle ausgehenden unbekannten Umsetzungen als eine sehr komplizierte Zusammenfügung erscheinen, ist aber im Grunde genommen bei der Befruchtung ein relativ einfacher Vorgang, ebenso einfach wie jene allgemeinste und deshalb so fundamentale Einrichtung der Natur, welche alle Phänomene ihrer Entwicklung aus der tiefen Quelle einer Differenz von Elementen hervorfliessen lässt.

Nachträglicher Zusatz.

Soeben hat Meves (dies Archiv 87, 4, S. 615) dagegen Verwahrung eingelegt, dass C. Rabl in seiner Abhandlung (Édouard van Beneden und der gegenwärtige Stand der wichtigsten von ihm behandelten Probleme) die Theorie von der Kontinuität der Plasmosomen meinen Untersuchungen (1912) zugeschrieben hat, zum Unterschied zu denen von Benda (1903) und Meves (1908), welche sie „in gewissem Sinne vorbereitet“ hätten. Es sei erstens schon unzutreffend, meint Meves, dass Rabl ebenso wie ich jene Gebilde des Protoplasmas Plasmosomen (Arnold) und nicht Plastosomen (Meves) genannt habe. Denn die Arnoldschen Plasmosomen wären zum „grössten Teil Artefakte“. Und zweitens habe Meves (1908) und im Anschluss an ihn Duesberg (1910) jene Lehre aufgestellt. Meine Beobachtungen dagegen, die ausserdem noch an „pathologisch verändertem Material“ gewonnen worden seien, hätten „in dieser Hinsicht nichts Neues“ gebracht. Eine literarische Unrichtigkeit und die Bevorzugung von Artefakten sollen es also sein, gegen welche Meves sich verwahren zu müssen glaubt.

Oben habe ich gezeigt (S. 73, 180—183), dass die Grundlage meiner Beobachtungen nicht ein Artefakt infolge eines pathologischen

Eimateriales oder einer unzureichenden Technik ist. Für diese Behauptung ist Meves den Beweis schuldig geblieben. Es genügt, hier nochmals hervorzuheben (siehe hierzu S. 182), dass jenes angebliche Zeichen des Artefakts — die Ausstreuung von unzerlegten Spermienmakrosomen im Eidotter — auch auf den Mevesschen Abbildungen zu sehen ist, während sie in seiner Beschreibung der Befruchtungsvorgänge fehlt oder später sogar bestritten wird. Inwieweit die Arnoldschen Befunde Artefakte enthalten oder nicht, haben die früheren Bemerkungen von Meves (Was sind die Plastosomen?, dies Archiv 87, 2) nicht entschieden. Dies wird auch durch seine jetzigen und neuesten Angaben ebensowenig entschieden wie durch die älteren von Duesberg (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte XX, 2), nach welchen die Arnoldschen Plasmosomen nur „fehlerhafte und veränderte Bilder“ der Plastosomen sein sollen. Es bedarf neuer und sehr sorgfältiger Untersuchungen, um zu entscheiden, wie sehr oder wie wenig die verschiedenen Methoden von Altmann, Arnold, Benda, Meves u. a. die gleichen Zellgebilde verändern. Die Arnoldschen Bilder von Plasmosomen gewisser Drüsenzellen und der Muskelfasern sind sicherlich keine Kunstprodukte. Arnold selber ist zu dem Resultat gekommen, dass seine Plasmosomen mit den Altmannschen Körnern und Fäden, den Bendaschen Mitochondrien usw. mehr oder weniger identisch sind. Und dass sie auch den Plastosomen zu „entsprechen scheinen“, hat für die willkürlichen Muskelfasern und für die des Herzens sein sonstiger Gegner Duesberg bereits zugegeben. Selbst wenn es sich bei jenen kritischen Untersuchungen herausstellen sollte, dass ein anderer Teil gröbere Veränderungen enthielte, während die Mevesschen Figuren nur mehr oder weniger feinere besässen, wäre das immer noch kein Grund, den vorzüglich gewählten Namen der Plasmosomen vollständig fallen zu lassen. Es erscheint auch mir wertvoller, ihn aufzunehmen und der Literatur zu erhalten, statt aus der von Meves z. B. herbeigeführten Flut neuer und sich andauernd jagender und stossender Namen für zum grössten Teil alte Dinge einen Terminus technicus herauszugreifen. Vor der Bezeichnung Chondriokonten, Chondriomiten, Chondriosomen usw., aber auch vor der von Benda gegebenen der Mitochondrien besitzt die Arnoldsche den grossen Vorzug, nicht nur auf Faden-

körner, Körnerfäden und mehr homogene Fäden, sondern auch auf kürzere Stäbchen und auf Einzelgranula endlich ohne jede sprachliche wie begriffliche Schwierigkeit anwendbar zu sein, aus welchen, wie Altmann gezeigt, jene hervorgehen. Es kommt hinzu — und dies ist, wie Retzius in sehr zutreffender Weise ausgeführt hat (Was sind die Plastosomen?, dies Archiv 84) — dass der neueste Mevessche Sammelname Plastosomen zum Unterschied von dem Arnoldschen Terminus präsumiert und präjudiziert. Er rechtfertigt sich nicht aus irgend einem klar erbrachten Beweis, dass diese Elemente des Protoplasmas auch wirklich diesen Namen verdienen. Nur Wünsche, Hoffnungen, Spekulationen, dass es so sein werde, stehen hinter ihm. Es sollen die fraglichen Gebilde die fundamentale Eigenschaft besitzen, die verschiedensten Gewebsfibrillen, wie Myofibrillen, Neurofibrillen, Inofibrillen usw. aus sich heraus zu bilden. Das hatte schon Altmann von seinen Bioblasten gelehrt, als er aus seinen Granulis nicht nur die „vegetativen Fäden", sondern auch die „animalen Fibrillen" des Muskel- und Nervengewebes durch Umbildung hervorgehen liess. Ein stichhaltiger Beweis für eine solche histogenetische Rolle der Bioblasten (Altmann), Plastidulen (Zoja), Plastosomen (Meves) oder wie sie sonst noch heissen mögen, ist jedoch bisher niemals erbracht worden, weder von Altmann seinerzeit, noch von Meves, Duesberg u. a. neuerdings. Nach allem was ich bisher gesehen habe, gehen aus den fraglichen Gebilden der Myo- und Neuroblasten z. B. nur die späteren Elemente des Sarcoplasmas resp. die oft sogar sehr fädig langen Neurosomen hervor. Niemals lässt sich einwandfrei zeigen, dass sie selbst die spezifischen Fibrillen bilden. In den von Altmann wie von Duesberg gegebenen Abbildungen, so verschiedenartig sie auch sind, fehlen die entscheidenden Umwandlungsstadien jener Elemente zu Myofibrillen. Auch die allzu kurze Beschreibung, welche Romeis von der Regeneration dieser Fibrillen aus Plastosomen gegeben hat, besitzt kein sicheres Merkmal für einen solchen Vorgang. Nicht besser sieht es mit der Entstehung der Sehnenfibrillen aus, wie sie Meves behauptet hat. Dass die Sehnenfibrillen an Masse und Deutlichkeit zunehmen, während in den Sehnenzellen die Chondriokonten oder Plastosomen abnehmen, ist auch bei Voraussetzung der methodischen Zulänglichkeit immer noch kein Beweis, dass dieser Prozess auch wirklich so

verläuft. Und dass etwa Romeis diese Lücke in der Beweisführung ausgefüllt hätte mit der Bemerkung über die Beteiligung der Plastosomen an der Bildung der Cuticularfibrillen des Ascarisektoderms, lässt sich nicht anerkennen. Es liegen auch in diesem Fall zahlreiche Möglichkeiten zwischen der zurückgehenden Färbbarkeit und Sichtbarkeit der Plastosomen und der zunehmenden jener Fibrillen.

Nun zu der literarischen Frage nach der Urheberschaft der Theorie von der Kontinuität der Plasmosomen. So einfach ist sie keineswegs beantwortet, wie es Meves in seiner kurzen Entscheidung zu seinen Gunsten getan hat.

Wollte man diese so wichtige Theorie demjenigen zuschreiben, der den ersten Keim zu einem derartigen Gedanken gegeben hat, so wäre dies allein R. Altmann, obgleich er auffallenderweise weder die granuläre Protoplasmastruktur der Geschlechtszellen noch den Vorgang der Befruchtung untersucht oder auch in den Kreis seiner Betrachtung eingeschlossen hatte. Immerhin gehört sein dem Virchowschen Ausspruch von der Zelle nachgebildeter Satz „Omne Granulum e Granulo“ an den Anfang der Geschichte von jener Theorie, weil die ihm zugrunde liegenden Beobachtungen das Wachstum runder Protoplasmagranula zu Stäbchen und Fäden und die Teilung dieser Gebilde in Tochtergranula gezeigt haben. Wenigstens erscheint jetzt, wo ein solcher zeitweiliger Vorgang im Leben der Zelle nicht mehr gut bezweifelt werden kann, einer rückläufigen Betrachtung die ganze Tragweite jener Kontinuitätstheorie in jenem Satz mit ausgedrückt zu sein, sobald man seine Anwendbarkeit auf das Problem der Befruchtung zu prüfen unternimmt. Benda hat dann 1902, während v. Brunn nur die Granulationen der Spermie und die Gebrüder Zoja dazu auch die des Eies von Ascaris und die Vermischung der beiderseitigen Granula bei der Befruchtung konstatiert haben, jenen Altmannschen Satz gewissermassen wieder aufgefrischt, seiner Tragweite sich bewusst. Nur ging Benda dabei von der unrichtigen Vorstellung aus, dass seine Mitochondrien ein neues und spezifisches Zellorgan bedeuteten. Jedenfalls hat Benda mit scharfem Blick, trotzdem seine eigenen Versuche, die Befruchtung in dieser Hinsicht aufzuklären, gescheitert waren, folgendes geäussert (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte XII, S. 781): „Trotzdem ist mit

Bestimmtheit vorauszusagen, dass die Mitochondrien, ebenso wie sie individualisiert die Mitose überdauern, auch als individualisierte Bestandteile der männlichen Geschlechtszelle innerhalb der weiblichen wieder erscheinen und an der Befruchtung teilnehmen werden. Diese Feststellung, die mir als das dringendste Postulat erscheint, würde einen Schlußstein in der Kennzeichnung der Mitochondrien als Zellorgane abgeben und einem dem Zelleib angehörenden Bestandteil die Rolle eines der Faktoren der Vererbung vindizieren, da das Vorhandensein der gleichsinnigen Gebilde in den weiblichen Geschlechtszellen von mir bereits unzweifelhaft beobachtet ist." Nun erst folgen die Arbeiten (Meves 1908, Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen und Duesberg 1910, Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires und Les chondriosomes des cellules embryonnaires de Poulet et leur rôle dans la génèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées), welche nach dem Urteil von Meves jene Lehre aufgestellt haben sollen. Meves hat seinem literarischen Ausspruch hinzugefügt, dass durch die von ihm damals gezogene Parallele zwischen seinen Chondriosomen und dem Phantasiegebilde des Naegelischen Idioplasma „die Kontinuität der Plastosomen im Lauf der Generationen überhaupt nicht schärfer betont werden konnte". Dass diese Parallele eine wesentliche Änderung der Bendaschen Sätze bedeutet, vermag ich nicht zu finden. Im übrigen hat Meves in der von ihm für seinen Prioritätsanspruch zitierten Abhandlung nur Spekulationen der Bendaschen Prophezeiung hinzugesellt. Die Behauptung, schon 1907 angeblich „konstatiert" zu haben, dass die in den verschiedenen Gewebszellen von Hühnerembryonen beobachteten Chondriosomen die „Anlagesubstanz für die verschiedensten Faserstrukturen, zum Beispiel Myofibrillen, Neurofibrillen, Neurogliafasern, Bindegewebsfasern bilden", die Versicherung, es könne „kaum zweifelhaft sein, dass die Mitochondrien an der Befruchtung teilnehmen, d. h. dass die Chondriosomen der embryonalen Zellen teils von der männlichen, teils von der weiblichen Geschlechtszelle abstammen", die Schlussfolgerung, dass sie „eine cytoplasmatische Vererbungssubstanz" bedeuten müssen, hat in dieser Abhandlung keine direkte Begründung erhalten. Der einfache Befund von dem Vorkommen

solcher Protoplasmagebilde in embryonalen Zellen liefert sie nicht. Dann soll Duesberg „eingehend ausgeführt haben, dass eine Kontinuität der Plastosomen von den Sexualzellen bis zum befruchteten Ei und weiter bis zu den vorgeschrittenen Stadien der Entwicklung besteht“. Auch dies ist eine ungenaue Behauptung von Meves. Duesberg hat in der ersten der beiden Arbeiten (Anatom. Anz. 35, S. 553: „Ces observations permettent de conclure à la continuité des éléments mitochondriaux de la cellule sexuelle femelle et des chondriosomes des cellules embryonnaires, et par conséquent à l'origine maternelle d'une partie tout au moins de ces éléments. J'espère pouvoir publier bientôt le résultat de mes recherches sur le sort de l'appareil mitochondrial de spermatozoïde“) nur die mütterliche Herkunft gewisser Protoplasmagranula erschlossen, weil sie, wie dies schon Benda gesagt, das Stadium der Zellteilung überdauern. Und in der zweiten Arbeit (Archiv für Zellforschung 4) hat Duesberg auf den der Mevesschen Arbeit von 1908 gemachten Vorhalt von Retzius (Biolog. Untersuchungen XIV, S. 229—230), dass „sichere Beweise, dass in den Embryonen die Chondriokonten direkt teils von der männlichen, teils von der weiblichen Geschlechtszelle abstammen, noch nicht vorliegen“, nur resigniert erwidern können (S. 656): „Il est certain que la démonstration rigoureuse réclamée par le savant suédois, n'a pas encore été fournie“, um dann zwei Wege vorzuschlagen wie dieser Nachweis zu führen sei (der bessere wäre „l'étude du sort de la gaine mitochondriale du spermatozoide au cours de la fécondation“) und noch eine Reihe schon bekannter indirekter Argumente herbeizubringen („L'état actuel de nos connaissances nous permet déjà de considerer cette démonstration comme réalisable: d'une part, parce que les cellules de l'ébauche génitale renferment chez les embryons de nombreux chondriosomes et qu'il y a tout lieu de supposer que ces éléments, étant données leur persistance pendant la divison cellulaire et leur transmission aux produits celle-ci, vont former l'appareil mitochondrial de l'organe sexuel; d'autre part, parce que l'étude de la fécondation montre que non seulement la tête, mais encore une partie de la queue du spermatozoide et précisément celle qui est pourvue de la gaine mitochondrial, pénètrant dans l'oeuf“). Das ist alles, was für die vorliegende Streitfrage von Bedeutung ist. Eine eingehende Ausführung dessen, dass eine „Kontinuität der Plasto-

somen von den Sexualzellen bis zum befruchteten Ei und weiter bis zu den vorgeschrittenen Stadien der Entwicklung besteht“, kann ich die beiden erwähnten Abhandlungen von Duesberg nicht nennen, wie dies Meves getan hat. In Wirklichkeit findet sich in ihnen keine Spur einer direkten Untersuchung des Schicksals jener spermiogenen Protoplasmagranula, ob sie im Lauf der inneren Befruchtung zugrunde gehen, oder persistieren, oder in irgend einer neuen Bildung aufgehen usw. usw.

Auch über die Ascarisstudie von Meves (1911), auf welche allerdings Meves selbst bei seiner Verwahrung nicht mehr zurückgegriffen hat, ist nach meiner Meinung mit guten Gründen nicht anders zu urteilen. Sie hat infolge ihrer unzureichenden Methodik die Frage nicht aufklären oder gar entscheiden können, auf welche sich seit jener Voraussage Bendas die ganze Frage nach der Kontinuität der Plasmosomen zugespitzt hat, unterbricht die Befruchtung diese Kontinuität, oder tut sie es nicht oder modifiziert sie dieselbe nach einer neuen Seite hin? Das ist der Kernpunkt der ganzen Kontinuitätsfrage. Verlieren die Granula der Spermie in dieser Zeit ihre Individualität, so fällt damit die allgemeine Theorie der Plasmosomenkontinuität überhaupt. Sie würde nur noch in beschränktem Umfange für die ovogenen Elemente aufrecht erhalten werden können, und es würde neuen Zweifeln Tür und Tor geöffnet sein, ob nicht der vorschreitende Stoffwechsel der Zellen jene Derivate einem wiederholten Verbrauch unterwirft und allmählich verschwinden lässt, um sie dann durch eine zeitweise Neubildung aus noch unbekannten und feineren Elementen wieder zu ersetzen.

Sehr wesentlich unterscheidet sich von der von mir oben im Text (siehe S. 184—188) gegebenen Kritik der fraglichen Ascarisarbeit von Meves die in dem Referat von Duesberg (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, XX, 1912, S. 758) enthaltene: „Aus diesen Beobachtungen geht klar hervor, dass im Verlauf der Befruchtung die Plastosomen des Spermatozoids nicht allein in das Ei eindringen, sondern hier ihre Individualität wieder bekommen und sich innig mit den Plastosomen des Eies mischen.“ Ein kritisches objektives Urteil ist dieses nicht; es ist schon eher ein euphorisches.

Dass sich die spermiogenen Plasmosomen mit denen des Eies ausgiebig vermengen, hat Meves nur im allgemeinen wahr-

scheinlich (und das ist milde gesagt) oder plausibel machen können. Wie diese Vermischung ausfällt, ob sie innig oder nur partiell wird, ist schon nicht mehr zu ersehen. Im Grunde genommen ist Meves über die Zojasche Skizze des gleichen Vorganges nicht hinausgekommen, was sich ergibt, wenn man genau und mit Hilfe einer Lupe die geringen Zojaschen Zeichnungen (21, 22, 24, 25) mit den gross und sonst im einzelnen genauer ausgeführten Mevesschen Figuren vergleicht.

Wieder bekommen sollen nach dem Duesbergschen Referat die Spermiengranula ihre Individualität? Ja, haben sie sie denn vorübergehend verloren? Nun, Meves lässt dieselbe mit Hilfe seiner Phantasie verloren gehen. Denn es soll „wahrscheinlich“ die „Mischung der männlichen und weiblichen Plastochondrien“ noch vor Beginn der zweiten Reifeteilung durch eine Verschmelzung beseitigt werden, wodurch zum mindesten ihre formelle Individualität zum Verschwinden gebracht ist, die nur noch weitere Phantasien zur Not retten könnten. Dies ist in Wirklichkeit die Theorie von Meves, die das Gegenteil von der meinigen ist, nach welcher allgemein die spermiogenen wie die oogenen Plasmosomen ihre Kontinuität auch im Befruchtungsvorgang der Form wie der Substanz nach erhalten und bis zu den fertigen Gewebszellen weiterführen. Über diesen Gegensatz beider Theorien ist das Referat von Duesberg zu Gunsten von Meves glatt hinweggegangen. Auch die Bemerkung von Romeis (dies Archiv 81, S. 158: „Durch Meves [1910] und Held [1912], deren Arbeiten ich bestätigen kann, wurde gezeigt, dass die Plastosomen des Spermiums in der Eizelle bestehen bleiben, sich dort verteilen und sich dort vermehren“) ist demselben nicht gerecht geworden.

Nichts Neues sollen — so hat Meves geschrieben, meine Untersuchungen in der diskutierten Frage den seinigen hinzugefügt haben. Das Urteil darüber kann ich ruhig der Geschichte überlassen, ebenso wie dasjenige über die von Meves gegen die von C. Rabl gegebene Zusammenstellung der wichtigsten Theorien und Hypothesen

„VIII. Kontinuität der Plasmosomen“ (Plasmosomen Arnold und Held = Mikrosomen Hanstein, Retzius und van Beneden; davon verschieden die Mikrosomen Strasburgers . . .) — H. Held 1912 (in ähnlicher Form, nur mit Bezug auf die achromatischen Fäden, schon

früher von K. von Kostanecki aufgestellt und in gewissem Sinne vorbereitet durch Benda und Meves)"

eingelegte Verwahrung. Ist die zitierte Stelle ungerecht geschrieben, kann man die Sachlage richtiger und zugleich kürzer wie durch den Passus „im gewissen Sinne vorbereitet" charakterisieren?

Leipzig, den 30. März 1916.

Literaturverzeichnis.

1. O. Hertwig: Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies, I. Morphol. Jahrbuch 1, 1875.

1 a. O. und R. Hertwig: Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.

1 b. O. Hertwig: Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.

1 c. Derselbe: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Dies Archiv 36, 1890.

1 d. Derselbe: Die Radiumstrahlung in ihrer Wirkung auf die Entwicklung tierischer Eier. Mitteilung vom 15. Juli 1909. Sitzungsber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1910, XI, und Mitteilung vom 28. Juli 1910. Sitzungsbericht 1910, XXXIX. Mesothoriumversuche an tierischen Keimzellen, ein experimenteller Beweis für die Idioplasmanatur der Kernsubstanzen. Sitzungsber. 1911. Veränderung der idioplasmatischen Beschaffenheit der Samenfäden durch physikalische und chemische Eingriffe. Sitzungsberichte 1912, XXXI. Versuche an Tritoneiern über die Einwirkung bestrahlter Samenfäden auf die tierische Entwicklung; zweiter Beitrag zur experimentellen Zeugungs- und Vererbungslehre. Dies Archiv 82, 1913.

1 e. G. Hertwig: Das Schicksal des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Seeigelei. Dies Archiv 79, 1912. Parthenogenesis bei Wirbeltieren, hervorgerufen durch artfremden, radiumbestrahlten Samen. Dies Archiv 81, 1913.

1 f. P. Hertwig: Das Verhalten des mit Radium bestrahlten Spermachromatins im Froschei. Dies Archiv 81, 1913.

1 g. G. u. P. Hertwig: Beeinflussung der männlichen Keimzelle durch chemische Stoffe. Dies Archiv 83, 1913.

2. E. Van Beneden: Recherches sur le maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Paris, Gand und Leipzig, 1883.

2 a. Van Beneden et A. Neyt: Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride megalocéphale. Bull. de l'acad. royale des sciences, 57, 1887.

3. R. Altmann: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.

3a. L. u. R. Zoja: Intorno ai plastiduli fucsinofili (bioblasti del Altmann). Mem. ist. lomb. sc. lett. 16, Milano 1891.
4. F. Meves: Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala. Dies Archiv 76, 1911.
4a. Derselbe: Über das Verhalten des plastomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von Phallusia mamillata. Dies Archiv 82, 1913.
4b. Derselbe: Die Plastochondrien in dem sich teilenden Ei von Ascaris megalocephala. Dies Archiv 84, 1914.
4c. Derselbe: Verfolgung des sogenannten Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung. Dies Archiv 80, 1912.
4d. Derselbe: Über das Verhalten des plastomatischen Bestandteiles des Spermiums bei der Befruchtung des Eies von Phallusia mamillata. Dies Archiv 82, 1913.
Derselbe: Über Mitwirkung der Plastosomen bei der Befruchtung des Eies von Filaria papillosa. Dies Archiv 87, 1915.
5. H. Held: Über den Vorgang der Befruchtung bei Ascaris megalocephala. Verhandl. der Anatom. Ges. in München, 21.—24. April 1912.
6. E. Fauré-Fremiet: Le cycle germinatif chez l'Ascaris megalocephala. Archiv d'Anatomie mikroskop. XV, 1913.
7. M. Nussbaum: Über die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Dies Archiv 23, 1884.
8. R. v. Erlanger: Beiträge zur Kenntnis der Struktur des Protoplasmas, der karyokinetischen Spindel und des Centrosoms. Dies Archiv 49, 1887.
9. Th. Boveri: Zellenstudien. 2. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena 1888.
10. G. Retzius: Was sind die Plastosomen? Dies Archiv 84, 1914.
10a. Derselbe: Biologische Untersuchungen. Neue Folge XVI, 1911, und XVIII. 1914.
11. B. Romeis: Beobachtungen über Degenerationserscheinungen von Chondriosomen. Nach Untersuchungen an nicht zur Befruchtung gelangten Spermien von Ascaris megalocephala. Dies Archiv 80, 1912.
11a. Derselbe: Beobachtungen über die Plastosomen von Ascaris megalocephala während der Embryonalzeit unter besonderer Berücksichtigung ihres Verhaltens in den Stamm- und Urgeschlechtszellen. Dies Archiv 81, 1913.
12. H. Marcus: Über die Beweglichkeit der Ascarisspermien. Biolog. Zentralblatt 26, 1906.
13. Leonhard Scheben: Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von Ascaris megalocephala. Zeitschr. f. wiss. Zool. 79, 1905.
14. Alfred Mayer: Zur Kenntnis der Samenbildung bei Ascaris megalocephala. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontogenese 28, 1908.
15. Marc Romieu: La Spermiogénèse chez l'Ascaris megalocephala. Archiv f. Zellforschung 6, 1911.
16. D. Tretjakoff: Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. Dies Archiv 65, 1905.

17. J. B. Carnoy: La vesicule germinative et les globules polaires chez l'Ascaris megalocephala. La Cellule, II.
18. J. B. Carnoy et H. Lebrun: La fécondation chez l'Ascaris megalocephala. La Cellule XIII, 1897.
19. O. Zacharias: Neue Untersuchungen über die Kopulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Dies Archiv 30, 1887.
20. J. Loeb: Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. Leipzig 1908.
20a. Derselbe: Das Leben. Leipzig 1911.
21. A. Fischer: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
22. N. Kultschitzky: Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Dies Archiv 31, 1888.
23. L. Sala: Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies bei Ascaris megalocephala. Dies Archiv 44, 1895.
24. V. Häcker: Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Dies Archiv 46. 1895.
25. J. Rückert: Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops-Eies. Dies Archiv 45, 1895.
26. C. Rabl: Über Zellteilung. Morphol. Jahrbuch 10, 1885.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V—X.

Sämtliche Figuren sind mit Ausnahme der Figuren 20a—c von einem Totalpräparat, nach Celloidinschnitten durch die Eier von Ascaris megalocephala gezeichnet. Ich habe sie mit Hilfe Zeißscher Linsen und des Abbeschen Zeichenapparates in Objekttischhöhe gezeichnet. Mit Ausnahme der Fig. 28, welche mit dem Apochromaten 4 mm beobachtet wurde, sind alle übrigen mit der Immersion 2 mm, Ap. 1,40 und bei Beleuchtung mit Auerlicht gesehen. Bei den Figuren 6, 47—61 ist das Kompensations-Okular 4, bei den Figuren 1, 2, 20a—c das Okular 8 und bei allen übrigen das Okular 12 genommen worden. Die Figuren der Tafel X sind in Originalgrösse, alle übrigen in 4/5 Verkleinerung reproduziert. Von dem Stadium der Fig. 27 an sind die dicken Eischalen fortgelassen. Infolge der Verkleinerung haben sich bei den Figuren 27—46b die Abstände der roten spermiogenen Plasmosomen und der schwarzen des Eies mitunter so sehr verringert, dass sie hier und selbst noch bei Lupenbetrachtung gelegentlich den Eindruck einer allzu engen Berührung oder sogar den einer Verbindung hervorrufen könnten. In Wirklichkeit ist dies weder in den Präparaten noch auf den Originalen der Fall, auf welchen Korn für Korn mit dem Zeichenapparat eingesetzt worden ist.

Die Figuren 26—34 und 37—46b stammen von ein und demselben Wurm (Var. univalens). Die Figuren 35 und 36 sind aus der Reihe eines zweiten entnommen. Der allgemein leicht gelbliche Farbton der Präparate ist fortgelassen worden. Es ist nur der dunkelgelbe des Spermienkörpers wiedergegeben, wodurch derselbe freilich etwas kontrastreicher als in Wirklichkeit erscheint.

Figurenverteilung.

Fig. 1—16	auf	Tafel	V	Fig. 39—46	auf	Tafel	VIII
„ 17—20	„	„	VI	„ 47—61	„	„	X
„ 21—25	„	„	IX	„ 62—64	„	„	IX
„ 26—31	„	„	VI	„ 65—69	„	„	VIII
„ 32—38	„	„	VII	„ 70	„	„	IX

Tafel V (Fig. 1—16).

Fig. 1 und 2. Zwei reife Eier aus dem untersten und völlig spermienfreien Abschnitt des Eileiters. Das Ei der Fig. 1, welches noch einen Rest der Polscheibe an seinem linken unteren Umfang besitzt, ist mit Chromosmium nach Altmann, das der Fig. 2 mit der Zenker-Spulerschen Flüssigkeit fixiert worden. Molybdänhämatoxylin.

Fig. 3a—m. Amöboide Spermien aus dem Receptaculum seminis. Die Spermien der Figuren 3k, l, m haben sich der Eioberfläche angeheftet. In der Fig. 3m ist der Hyaloplasmafuss bereits kontrahiert und die Eimembran gelöst. Chromosmium- und Fuchsinfärbung nach Altmann. Etwas zu deutlich sind die Anteile des Protoplasmanetzes im Ei bei der Reproduktion zum Ausdruck gekommen.

Fig. 4—8. Stadien der Auflösung der Eimembran. Chromosmium. Das Ei der Fig. 6, welches am unteren Umfang noch eine kräftige Polscheibe besitzt, ist mit Kresylviolett, die Eier der übrigen Figuren sind mit Molybdänhämatoxylin gefärbt worden.

Fig. 9—16 (ihnen schliessen sich die Fig. 17—19 auf Taf. VI und 21 und 22a, b auf Taf. IX an) erste Stadien des Eindringens der Spermie. Fig. 9—13, Kresylviolett, Beginn der Spermienumfärbung; Fig. 14 Molybdänhämatoxylin; Fig. 15 u. 16 Doppelfärbung mit Molybdänhämatoxylinfuchsin. Das Ei der Fig. 15 besitzt noch (am rechten Umfang) eine kräftige Polscheibe, deren eine Hälfte ungefähr gezeichnet worden ist.

Tafel VI.

Fig. 17—19. In den Eidotter eindringende Spermien und vorschreitende Umfärbung ihrer Substanz. Chromosmium und Kresylviolett.

Fig. 20a—c. Isoliertes Ei mit eindringender Spermie und freie Spermien aus dem Receptaculum seminis. Das Ei besitzt keine Polscheibe mehr. Formolarsensäure und reduzierte Silberfärbung.

Fig. 26—31 (ihnen schliessen sich die Fig. 32—46b der beiden nächsten Tafeln an). Bildung und Zentrierung des Granula-

haufens des Eies, Zentrierung der Spermie und Verteilung und Vermehrung der Makrosomenderivate. Chromosmium- und Doppelfärbung mit Molybdänhämatoxylinfuchsin.

Fig. 26, erster Granulahaufen des befruchteten Eies.

Fig. 27 u. 29, Zentrierung der Spermie; die ersten Eigranula in der Spermie.

Fig. 28, varianter Typus. Statt des einheitlichen Haufens von Granulis ist ein Ring von solchen gebildet.

Fig. 29—31 aus dem Typus A. Beginn der Ausstreuung der Spermienmakrosomen im Eidotter und Zunahme des Eindringens der Eigranula in die Spermie. Es ist nur das körnige Zentrum des Eidotters gezeichnet worden.

Tafel VII.

Fig. 32—34, 37 u. 38 aus dem Typus A. Fig. 35 u. 36 aus dem Typus B. Es ist nur das körnige Zentrum des Eidotters gezeichnet worden.

Fig. 32. Ausstossung des Glanzkörpers aus dem Spermienleib; Bildung radiärer Strahlen im Eidotter.

Fig. 33. Starke Granulierung der Spermie durch eingedrungene Eigranula.

Fig. 34. Reinigung der Spermie von den eingedrungenen Eigranulis; starke radiäre Strahlen im Eidotter. Nur der Rand der Spermie führt noch Makrosomen.

Fig. 35 u. 36. Gleichzeitige Aufteilung und Verteilung der Spermienmakrosomen und ihrer Derivate nach dem Typus B; zwei Stadien, in welchen erst das Zentrum des Eidotters mit spermiogenen Granulis bereichert ist. Die Fig. 35 zeigt einen früheren, die Fig. 36 einen späteren Zustand an, in welchem fast alle Makrosomen in kleine Granula aufgeteilt sind. In der Spermie liegen zwischen diesen reiche eingedrungene Eigranula. Der Glanzkörper ist noch nicht ausgestossen resp. aufgelöst.

Fig. 37. Typus A. Erst das Zentrum des Eidotters zeigt sich mit unzerlegten Makrosomen bereichert. Die ganze oberflächliche Eizone mit ihren hyalinen Dotterkugeln ist dagegen noch frei von solchen Gebilden. Dies Stadium entspricht dem der Fig. 36 aus dem Typus B. Glanzkörper schon aufgelöst; reiche Granulierung des Spermienkörpers durch eingedrungene Eigranula.

Fig. 38. Typus A. Das erste Richtungskörperchen (I Rk) ist ausgestossen, die zweite Richtungsspindel (II Rsp) noch schief gelagert. Alle hyalinen Kugeln sind aus dem Eidotter verschwunden. Die graue Hülle, welche das Ei umgibt und das erste Richtungskörperchen aufgenommen hat, ist die innere perivitelline Hülle. Die Spermienmakrosomen sind meistens noch unzerlegt; nur einzelne haben sich in kleinere Granula aufgeteilt. Bis in die Randzone des Eidotters sind jetzt einzelne Spermienmakrosomen und ihre Derivate verteilt. Der auffallend zackige Spermienleib ist ziemlich rein von Eigranulis geworden.

Tafel VIII.

Fig. 39. Typus A. Oben die schief gelagerte zweite Richtungsspindel, in der Mitte des Eies der etwas unruhig begrenzte Spermienkörper, in welchem nur noch sehr wenige Eigranula eingeschlossen sind. Zunahme der Makrosomenaufteilung (Gruppen von mittelgrossen und kleineren roten Granulis, Bildung von vereinzelten gekörnten und homogenen Fäden) und Verteilung aller Bildungen im ganzen Querschnitt des Eies.

Fig. 40—46 b. Diese Figurenreihe illustriert beide Typen, den A-Typus sowohl wie den B-Typus; ein handgreiflicher Unterschied hat sich in dem der Fig. 39 folgenden Stadium zwischen den Reihen der vorhin erwähnten beiden Würmer nicht konstatieren lassen.

Fig. 40. Oben ist die zweite Richtungsspindel (II Rsp) radiär eingestellt. Links von ihr liegt der noch ungelöste Rest eines ausgestossenen Glanzkörpers (Gl). Zum Unterschied von den beiden Figuren 38 und 39 hat sich von neuem ein granulareiches Eizentrum gebildet. Der Spermienkörper liegt jetzt exzentrisch; der Spermienkern (Spk), der sich zum männlichen Vorkern umzubilden anfängt, hat sich von ihm getrennt.

Fig. 41. Das zweite Richtungskörperchen (II Rk) liegt oben am Rand des Eies, der weibliche Vorkern unter ihm und in der granulaärmeren Rinde, die aber bereits reicher an oogenen wie spermiogenen Plasmosomen ist wie vorhin. Dicht neben dem dicht gekörnten Eizentrum liegt unten der voll ausgebildete männliche Vorkern und an seiner linken Seite der nun völlig von gröberen Granulis freie Plasmakörper der Spermie.

Fig. 42. Rechts oben am Rand des Eies liegt das etwas in ihn eingesunkene zweite Richtungskörperchen. Das körnige Eizentrum, in welchem jetzt im Vergleich zu den Figuren 41 und 42 die roten spermiogenen Plasmosomen schon reicher und gleichmässiger verteilt sind, ist etwas verlagert. Rechts neben ihm liegen weiblicher Vorkern, Spermienleib und unten der männliche Vorkern. Die Rindenzone des Eies ist reicher an spermiogenen wie oogenen Plasmosomen. Zahlreiche klare Vakuolen sind sichtbar geworden, während die osmierten glänzenden Dotterkügelchen an Zahl abgenommen haben.

Fig. 43—45. Stadien des Ausgleiches der bisher ungleichen Granulierung von Eimitte und Eirinde.

Fig. 43. Von den beiden Vorkernen ist nur der eine gezeichnet. Der andere sowie der Spermienkörper liegen an der mehr abgewandten Seite des zentralen Körnerhaufens, aus welchem die vorhin dichter gedrängten Gruppen roter spermiogener Granula in die Eirinde hinein verteilt worden sind.

Fig. 44. Links neben den beiden Vorkernen, die sich jetzt in die Eimitte eingestellt haben, ist noch ein Rest der vorhin grossen zentralen Körnerkugel vorhanden. Über dem männlichen Vorkern liegt der nun deutlich kleinere Spermienkörper. Die klaren Vakuolen sind noch auffälliger geworden.

Fig. 45. Die beiden Vorkerne liegen dicht nebeneinander. In dem Zwischenwinkel fällt eine Gruppe orangefarbener Granula auf und oberhalb von ihr der sehr verkleinerte Spermienkörper. Die Mischung der roten spermiogenen Plasmosomen und der schwarzen Eigranula ist fast im ganzen Querschnitt des befruchteten Eies eine nahezu gleichmässige geworden.

Fig. 46 a. Ansicht der ersten Furchungsteilung des befruchteten Eies im Stadium des Muttersternes von dem einen Pol her. Die gleichmässige Mischung spermiogener und oogener Plasmosomen ist geblieben. Das Zentrosom ist infolge einer geringen Differenzierung noch rot gefärbt. Der strahlige Hof orangefarbener Granula umgibt dasselbe, und dann erst folgen im Umkreis die beiden miteinander gemischten Arten von Plasmosomen.

Fig. 46. Profilansicht der beiden ersten Blastomeren mit ihren bläschenförmigen Kernen. Das Zentrosoma der einen Furchungszelle ist in Rückbildung begriffen, ebenso wie der strahlige Hof. Die gleichmässige Mischung spermiogener und oogener Plasmosomen ist noch die gleiche wie in dem Stadium der beiden zentrierten Vorkerne (Fig. 45).

Fig. 65—69. Auftreten des Zentrosomas in dem Zwischenwinkel (Fig. 65 und 66) und die ersten Stadien seiner Teilung (Fig. 67—69). Alkohol-Essigsäure; differenzierte Färbung mit Molybdänhämatoxylin.

Tafel IX.

Fig. 21—25, 62—64, 70. Verteilung der Spermiengrundsubstanz und ihrer Mikrosomen bis zum Stadium von vier Blastomeren (Fig. 70). Die Fig. 21—23 stammen von Eiern, die mit Chromosmium nach Altmann konserviert sind; die übrigen von solchen, welche mit der Zenker-Spulerschen Flüssigkeit fixiert wurden, mit Ausnahme nur der Fig. 64, welche von einem mit Alkoholchloroformessigsäure fixierten Ei herrührt. Die Fig. 21—25, 62 sind Kresylviolettpräparate, alle anderen zeigen verschiedenartig differenzierte Molybdänhämatoxylinfärbungen.

Tafel X.

Fig. 47—61. Alle Figuren stammen von Eiern, die mit Chromosmium fixiert wurden. Die schwarzen Punkte im Eidotter sind bei den Fig. 47—58 die osmierten glänzenden Dotterkügelchen. Die übrigen Einzelheiten des Keimbläschens (Fig. 47), der ersten Richtungsteilung (Fig. 48—52), der zweiten Reifeteilung (Fig. 53—55), der Ausstossung und Verlagerung des Glanzkörpers (Fig. 51 und 52), der beiden Vorkerne (Fig. 56—58) sind durch eine Färbung mit Cochenillealaun sichtbar gemacht worden. Die Differenzierung der Vorkerne, die Wanderung des Spermienrestes und die Vorgänge im Zwischenwinkel (Fig. 59—61) sind dagegen durch differenzierte Methylenblaufärbung sichtbar gemacht.

Literarische Rundschau.

Praktikum der Zellenlehre. Von Dr. Paul Buchner. Privatdozent an der Universität München. Erster Teil: Allgemeine Zellen- und Befruchtungslehre. 336 Seit. 160 Textfiguren. Berlin, Gebrüder Bornträger, 1915.

In der Sammlung naturwissenschaftlicher Praktika aus dem Verlag der Gebrüder Bornträger ist ein neuer Band erschienen, in welchem P. Buchner die allgemeine Zellen- und Befruchtungslehre in 20 Kapiteln behandelt. Der Verfasser beabsichtigt durch seine Darstellung den Leser mit den Fortschritten, die in den letzten Jahren auf den behandelten Gebieten gemacht worden sind, durch eine Auswahl geeigneter Objekte und anschaulicher Beschreibung derselben bekannt zu machen. Zum Plan des Buches ist er durch seine an der Münchener Universität gehaltenen praktischen Übungen angeregt worden. Infolgedessen hat Buchner dem Ende jedes Kapitels einen besonderen Abschnitt unter dem Titel: Material und Technik, hinzugefügt, in welchem er nützliche Hinweise auf die geeignetesten Untersuchungsobjekte, ihre Beschaffung und Bearbeitung, sowie beachtenswerte technische Ratschläge gibt. In dem neu vorliegenden Praktikum sind die auf den Gebieten der Zellen- und Befruchtungslehre erzielten Fortschritte bis in die jüngste Zeit voll berücksichtigt worden. Die 160 zum Teil farbigen Textfiguren sind in vorzüglicher Weise ausgeführt. Das durch klare Darstellung und geschickte Zusammenfassung ausgezeichnete Buch kann jedem, der sich mit Untersuchungen über Zellen- und Befruchtungslehre beschäftigen will, auf das Beste empfohlen werden.

Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. Anleitung u. Repetitorium für Studierende und Ärzte. Von Oscar Hertwig, Berlin. Fünfte Auflage. 464 Seiten. 416 zum Teil farbige Textfiguren, Jena, Gustav Fischer, 1915.

In der jetzt vorliegenden fünften Auflage des 1899 zuerst erschienenen Buches ist die Entwicklungsgeschichte des Menschen noch etwas eingehender, als es früher geschehen ist, berücksichtigt worden. Namentlich hat der Abschnitt über die Eihüllen des Menschen wesentliche Veränderungen erfahren. In demselben ist auch eine Übersicht über die wichtigsten menschlichen Embryonen bis zum Ende des 2. Monats neu aufgenommen und die Zahl der Abbildungen derselben um 29 vermehrt worden. Die für den Chirurgen wichtigen Missbildungen der Gaumengegend des Menschen wurden durch Aufnahme von 3 neuen Figuren (Fig. 413, 414, 415) anschaulicher gemacht.

Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Von Oscar Hertwig, Berlin. Zehnte umgearbeitete und erweiterte Auflage mit 696 teils farbigen Abbildungen im Text. 782 Seiten. Jena, Gustav Fischer, 1915.

Fast gleichzeitig mit den Elementen der Entwicklungslehre ist auch das umfangreiche Lehrbuch desselben Verfassers während des Krieges neu verlegt worden. Seit seinem Erscheinen im Jahre 1886 hat es jetzt die zehnte Auflage erfahren. Um trotz des erweiterten Inhalts den Umfang des Lehrbuchs nicht weiter anwachsen zu lassen, hat der Verfasser es als notwendig erachtet, die Literaturübersicht auf einen engeren Raum zu beschränken, teils durch Streichung einzelner Nummern des alten Verzeichnisses, teils durch Abkürzung der Zitate und durch einen mehr zusammengedrängten Druck. Da der Verfasser einen grossen Wert auf die Auswahl geeigneter Abbildungen zur Veranschaulichung der im Text beschriebenen Entwicklungsvorgänge legt, hat sich auch in dieser zehnten Auflage abermals die Zahl der teils farbig ausgeführten Textfiguren — und zwar von 669 auf 696 — vermehrt. H.

Das genealogische Netzwerk und seine Bedeutung für die Frage der monophyletischen oder der polyphyletischen Abstammungshypothese.

Von

Oscar Hertwig.

Hierzu 5 Textfiguren.

Die Genealogie ist für naturwissenschaftliche Fragen eine noch sehr junge Wissenschaft. Erst in den letzten Jahrzehnten beginnt sie mehr beachtet zu werden, seitdem das Studium der Vererbung nach wissenschaftlichen Prinzipien betrieben wird, nach den Methoden, die wir dem Dominikanermönch Gregor Mendel verdanken. Um die oft sehr verwickelten Abstammungsverhältnisse eines Organismus anschaulicher zu machen, bedient man sich nach dem Vorbild, welches die menschliche Familienforschung schon seit altersher gegeben hat, zweier graphischer Darstellungsweisen, 1. des Stammbaums und 2. der Ahnentafel.

1. Der Stammbaum. Das Bild eines Baumes gewinnt man, wenn man die Nachkommen festzustellen versucht, welche von einem früheren Vorfahren abstammen. Man ist hierbei übereingekommen, den Ahn, von dem man ausgeht, mit dem Buchstaben P (Parens), die von ihm abstammenden Individuen der nächsten Generation als F_1 und die von ihnen wieder herrührenden Nachkommen als F_2 und in derselben Weise weiter als F_3, F_4 zu bezeichnen. Der zum Ausgangspunkt genommene Ahn bildet dann den Stamm, von dem die Verbindungslinien zu den Nachkommen der ersten, zweiten, dritten Generation als Äste erster, zweiter, dritter Ordnung und so weiter ausgehen. Für die wissenschaftliche Erforschung von Erblichkeitsverhältnissen kann man sich der graphischen Darstellung eines Stammbaumes nur in beschränktem Maße bedienen, nämlich nur bei derjenigen Art der Fortpflanzung, für welche der dänische Forscher Johannsen seit kurzem die Bezeichnung der „reinen Linien“ vorgeschlagen hat.

Eine Vermehrung der Organismen in reinen Linien kann entweder eine ungeschlechtliche sein und dann auf vegetativem

Weg durch Sprossung, Knospung oder Parthenogenese erfolgen, oder sie kann auch auf geschlechtlicher Zeugung, auf der Vereinigung weiblicher und männlicher Keimzellen beruhen, dies aber nur in den seltenen Fällen, dass die beiden Geschlechter auf ein und demselben Individuum vereint sind, und dass nur Selbstbefruchtung stattfindet. Bei der Fortpflanzung in reinen Linien nehmen die Individuen der aufeinanderfolgenden Generationen ihren Ursprung immer nur aus ein und demselben Idioplasma, welches als Erbe des zum Ausgangspunkt genommenen Ahnen von einer auf die andere Generation überliefert wird. Das experimentelle Studium der reinen Linie, das Johannsen mit seinen berühmten, an Bohnen ausgeführten Untersuchungen begonnen hat, verspricht in der Zukunft noch wichtig zu werden, um festzustellen, ob sich die erblichen Eigenschaften einer Art beeinflussen lassen, wenn ihre Entwicklung längere Zeit unter einer konsequent und planmässig durchgeführten Veränderung der Umweltsfaktoren vor sich geht.

2. Die Ahnentafel. Der Vermehrung in reinen Linien steht die zweite Art der Vermehrung entgegen, bei welcher sich die weiblichen und die männlichen Keimzellen von zwei verschiedenen Individuen vereinigen und die Grundlage für den kindlichen Organismus bilden. Da, je höher die Lebewesen organisiert sind, um so mehr die einzelnen Individuen einer Art variieren und erbliche Unterschiede untereinander darbieten, entspricht das kindliche Idioplasma, das bei der geschlechtlichen Fortpflanzung entsteht, weder dem väterlichen, noch dem mütterlichen in seinen Eigenschaften, sondern ist eine komplizierte Kombination, irgend eine Art Mischprodukt von beiden. Bei Erblichkeitsstudien kann daher die Form des Stammbaums nicht mehr gebraucht werden, da sich der Ursprung eines geschlechtlich erzeugten Individuums, je weiter wir in die Vergangenheit zurückgehen oder seine Ascendenz verfolgen, auf eine immer grösser werdende Zahl von Vorfahren oder Ascendenten zurückführen lässt. Zu ihrer graphischen Darstellung bedient man sich in der Wissenschaft der Genealogie der Ahnentafel.

Da bei der geschlechtlichen Zeugung jedes Individuum einen Vater und eine Mutter hat, so muss sich in der Reihe der Generationen, die wir als A_1, A_2, A_3, A_4 usw. unterscheiden wollen, die Zahl der Ahnen mit jeder weiter entfernten Generation ver-

doppeln; wir erhalten also für A_1, A_2, A_3 bis A_n die Zahlenreihe 2, 4, 8, 16, 32 usw. oder in anderer mathematischer Form ausgedrückt die Zahlen 2^2, 2^3, 2^4, 2^5 bis 2^n. So beträgt die Zahl der Ahnen, auf die zehnte Generation nach rückwärts verfolgt, schon 2^{10} oder 1024; in der zwanzigsten (2^{20}) oder dreissigsten (2^{30}) Generation aber erhalten wir so riesenmässig hohe Zahlen, dass wenn wir den Menschen als Beispiel nehmen, es keinem Zweifel unterliegen kann, so ungeheure Menschenmassen können in keiner Periode der Erdgeschichte gleichzeitig gelebt haben.

Wie schon gleich bemerkt sei, werden wir eine Erklärung hierfür im Anschluss an die Betrachtung des genealogischen Netzwerks und einiger aus ihm konstruierten Ahnentafeln in einem Verhältnis finden, das in der Genealogie als Ahnenverlust bezeichnet wird.

In alle verwickelten genealogischen Zusammenhänge, die sich bei getrennt geschlechtlicher Zeugung und bei beschränkter Inzucht innerhalb einer Organismenart ergeben, liefert sowohl der Stammbaum wie die Ahnentafel nur einen teilweisen und daher wissenschaftlich ungenügenden Einblick.

Denn in der üblichen Form des Stammbaums werden die Nachkommen von einem weiblichen Glied, das in eine andere Familie hineinheiratet, und dessen Nachkommen daher einen anderen Familiennamen tragen, unberücksichtigt gelassen. Andernfalls würden sich die Verhältnisse gar nicht in der Form eines sich verzweigenden Baumes darstellen lassen. Die Ahnentafel dagegen gibt uns zwar Kenntnis von den zahllosen Ahnen, die an der Hervorbringung des Probandus in den aufeinanderfolgenden Generationen beteiligt gewesen sind, aber nicht von allen anderen Nachkommen, welche die aufgezählten Ahnen ausser den zum Probandus direkt führenden Linien auch sonst noch in den anderen mehr oder minder zahlreichen Linien ihrer Descendenz hervorgebracht haben.

Nur eine Verbindung von Stammbaum und Ahnentafel kann uns ein erschöpfendes Bild von den äusserst verwickelten genealogischen Beziehungen geben, in denen die einzelnen Individuen einer Population (Johannsen) infolge der zwischen ihnen stattfindenden Vermehrung durch geschlechtliche Zeugung und infolge der Vermischung ihrer erblichen Eigenschaften zueinander stehen.

In keinem der mir bekannten Bücher über Genealogie und über wissenschaftliche Vererbungslehre habe ich eine graphische Darstellung gefunden, welche alle Beziehungen der Descendenz und Ascendenz, also Stammbaum und Ahnentafel, in einem Bild zusammenzufassen sucht. Wahrscheinlich ist eine solche bisher für zu kompliziert und verwirrend gehalten worden. Sie ist aber durchführbar und liefert eine Form der graphischen Darstellung, welche ich als das genealogische Netzwerk bezeichnen will. Sie ist zugleich die einzige Methode, welche ein wirklich erschöpfendes Bild von allen Verhältnissen gibt, die bei der Genealogie als einer Wissenschaft in Frage kommen.

3. Das genealogische Netzwerk hat in Fig. 1 eine schematische Darstellung gefunden. Zu ihrer Grundlage habe ich, um die Verhältnisse nicht allzu kompliziert zu gestalten, 16 Familien angenommen, die in vorausgegangenen Zeiten in keiner nachweisbaren Verwandtschaft zueinander gestanden haben. Zu ihrer Unterscheidung sind sie mit den Buchstaben a, b, c, d usw. bis r bezeichnet worden. Die von den einzelnen Familien abstammenden Nachkommen sind durch Descendenzlinien angegeben; dabei sind solche weggelassen worden, die vor dem zeugungsfähigen Alter gestorben oder zu keiner Eheschliessung gelangt sind. Sollte auch ihre Aufnahme zur Vervollständigung erwünscht sein, so könnte es durch Linien geschehen, die auf verschiedener Höhe je nach dem früher oder später erfolgten Tod der Nachkommen abbrechen. Ein Beispiel hierfür ist bei der Familie c zu finden. Die Descendenzlinien sind im Schema teils in punktierten, teils gestrichelten, teils ausgezogenen dickeren oder feineren Linien wiedergegeben. Es ist dies geschehen, um in dem Netzwerk der sich kreuzenden und durcheinander verlaufenden Descendenzlinien die Ahnen von dem in der obersten Reihe verzeichneten Probandus c oder a oder b rascher aufzufinden. Sie liefern uns nämlich drei Beispiele für verschiedene Arten des sogenannten Ahnenverlusts.

In dem Netzwerk sind die Personen, zwischen denen Ehen stattfinden, als kleine Quadrate besonders markiert und zwar als schwarze Quadrate für das männliche und als weisse für das weibliche Geschlecht. Die zu neuen Familien verbundenen Personen, zu denen die Descendenzlinien von der Elterngeneration hinziehen, sind paarweise dicht zusammengestellt und als Zeichen

der Eheschliessung durch zwei kurze Linien verbunden, die einen Winkel bilden, von dessen Spitze die neuen Descendenzlinien der nächsten Generation ausgehen. Wie bei der üblichen Anfertigung der Ahnentafel finden in allen Paaren die männlichen Personen immer links von den weiblichen ihren Platz.

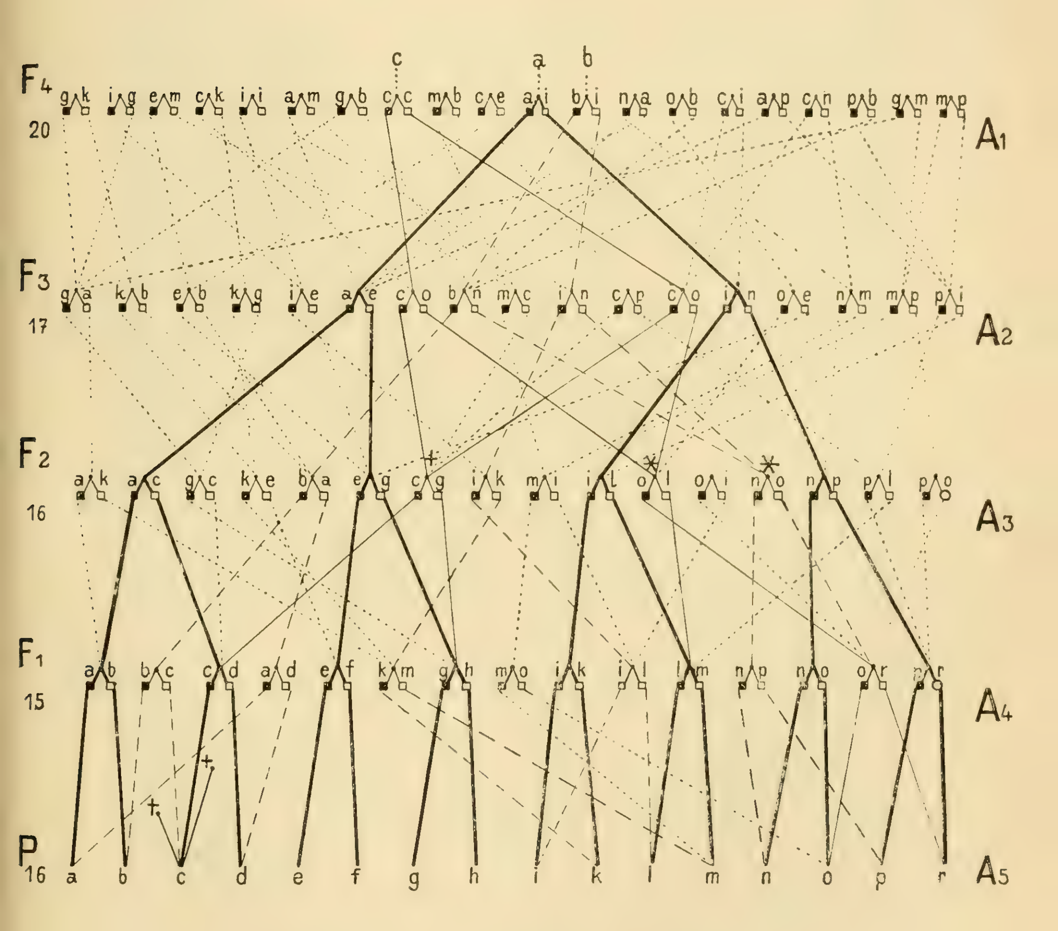


Fig. 1.

Schema eines genealogischen Netzwerks.

Obwohl die Eheschliessungen zwischen den Descendenten der zum Ausgang gewählten Familien a—r zu verschiedenen Zeiten stattfinden, sind sie zur Vereinfachung der graphischen Darstellung und zur Gewinnung einer besseren Übersicht zeitlich zusammengezogen, also gleichsam auf eine Ebene projiziert. und ebenso ist es bei den Eheschliessungen in der zweiten, dritten und vierten Generation geschehen. Die im Schema dargestellten vier Generationen F_1, F_2, F_3, F_4, die man auf der linken Seite von Fig. 1 angegeben findet, sind daher wie vier Stockwerke über der Stammgeneration (P), die das Fundament liefert, aufgeführt.

Je nach der Geschlechtswahl finden innerhalb einer Population die ehelichen Verbindungen zwischen den Kindern der einzelnen Familien bald in dieser, bald in jener Richtung regellos statt. Daher müssen bei der graphischen Wiedergabe dieser Verhältnisse in Fig. 1 die Descendenzlinien, welche von den Familien der einen zu denen der nächsten Generation führen, sich in allen möglichen Richtungen schneiden. So entsteht das Bild eines komplizierten Netzwerks, in welchem die einzelnen Familien gleichsam die Knoten bilden. Denn zu ihnen führen einerseits die Descendenzlinien der in der vorausgehenden Generation erzeugten Personen (z. B. von P zu F_1) hin, andererseits strahlen von ihnen je nach der Zahl der in der Ehe erzeugten Nachkommen wieder neue Descendenzlinien zu den ehelich verbundenen Paaren der nachfolgenden Generation (also von F_1 zu F_2 usw.) aus.

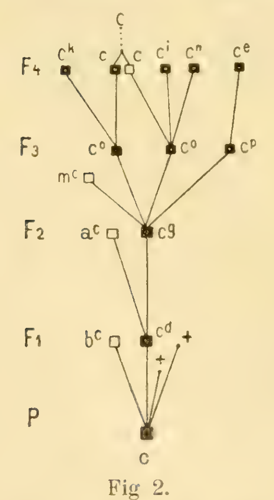


Fig 2.

Auf Grund des genealogischen Netzwerks zusammengestellter Stammbaum der Nachkommen von c aus der Reihe P der Fig. 1.

Wenn schon die Ausarbeitung des Stammbaums oder der Ahnentafel einer Familie für den Genealogen mit grossen Schwierigkeiten bei der Feststellung der erforderlichen Tatsachen verbunden ist, so ist dies noch viel mehr bei der Ausarbeitung eines genealogischen Netzwerks der Fall, weil hier ein viel grösseres Material von Tatsachen zu bewältigen ist. Aber ausführbar ist die Aufgabe, wo es sich um einen beschränkten Kreis von Personen handelt. So würde sich

in dieser Weise wohl die Genealogie einer nur aus wenigen Familien bestehenden Bevölkerung zum Beispiel eines abgelegenen Gebirgsdorfes oder einer kleinen vom Verkehr isolierten Insel bearbeiten lassen, wo Eheschliessungen in der Regel nur innerhalb des engeren Kreises stattfinden, oder auch bei Familien, bei denen durch Sitte und Hausgesetze die Eheschliessung auf die Auswahl zwischen Ebenbürtigen beschränkt ist.

Einen sehr verdienstvollen und beachtenswerten Versuch in dieser Richtung hat kürzlich der schwedische Arzt Dr. H. Lundborg gemacht. Er hat während vieler Jahre genealogische Erblichkeitsforschungen in dem Distrikt Blekinje angestellt und in einem grossen zweibändigen Werk unter dem Titel: Medizinisch-biologische Familienforschungen innerhalb eines 2232 köpfigen Bauerngeschlechts in Schweden (Gustav Fischer, Jena) 1913 veröffentlicht. Die graphischen Darstellungen sind in ihm noch in der alten üblichen Weise ausgeführt.

Das genealogische Netzwerk gewährt uns den vollkommensten Einblick in alle Verhältnisse der Descendenz, der Ascendenz und des bei dieser in verschiedener Weise erfolgenden Ahnenverlustes. Es bietet uns daher eine feste Grundlage für die Ausarbeitung von Stammbäumen und Ahnentafeln. So erhalten wir die Stammbäume der 16 Familien a bis r, wenn wir für jede getrennt auf Grund der Descendenzlinien die Nachkommen feststellen, die in den Generationen F_1 bis F_4 erzeugt worden und zur Gründung neuer Familien gelangt sind. Als Beispiel (Textfig. 1 kann der Stammbaum der Familie c dienen. Von ihr sind 4 Kinder hervorgegangen, von denen zwei früh gestorben sind, dagegen 2, eine Tochter und ein Sohn, 2 Ehen in der F_1-Generation geschlossen haben. Wenn wir nur die einzige männliche Linie weiter verfolgen, so entstammen derselben als F_2-Generation ein Sohn und zwei Töchter, die wieder Familien gegründet haben. In derselben Weise lässt sich die Descendenz für die folgenden Generationen F_3 und F_4 feststellen. So kommt der in Fig. 2 dargestellte Stammbaum zustande. Ein Blick auf denselben lehrt uns, dass die männliche Linie während zweier Generationen nur in je einer Familie fortbestanden hat, dann aber in der F_3- und F_4-Generation auf 3 und 5 Familien angewachsen ist.

In derselben Weise können wir leicht auf der Grundlage des genealogischen Netzwerkes (Fig. 1) die Ahnentafeln für die

Kinder der 20 Familien konstruieren, aus denen sich die F_4-Generation zusammensetzt. Die Ahnenprobe, wie man das Verfahren in der Genealogie nennt, soll für 3 Personen, die als a, b und c unterschieden und in der obersten Reihe der Fig. 1 verzeichnet sind, ausgeführt werden.

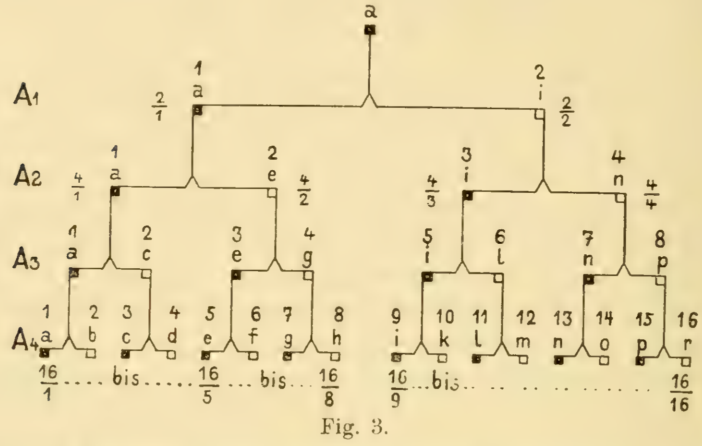


Fig. 3.

Auf Grund des genealogischen Netzwerks der Fig. 1 konstruierte Ahnentafel des Probandus a.

Zu dem Zweck müssen wir die Descendenzlinien von a, b, c in die Vergangenheit zurückverfolgen, um Vater und Mutter, Grossvater und Grossmutter von väterlicher und mütterlicher Seite und so fort zu ermitteln. Bei dieser Betrachtungsweise, die in umgekehrter Richtung angestellt wird, werden die als Stockwerke übereinander angeordneten Generationen als erste, zweite, dritte Ahnengeneration usw. bezeichnet, wie es auf der rechten Seite des Schemas durch die Buchstaben A_1 bis A_5 angegeben ist. Um auf der Tafel die einzelnen Ahnen nach einem bestimmten System in gleichartiger Weise anzuordnen, sind die Genealogen übereingekommen, dass von den durch Ehe verbundenen Personen der Mann stets den Platz links von seiner Frau einnimmt, wie es auch bei der Anfertigung des genealogischen Netzwerkes von mir durchgeführt worden ist. Dann kann man den einzelnen Personen in jeder genealogischen Reihe (A_1, A_2—A_n) eine Ordnungszahl mit 1, 2, 3, 4 und so fort geben. Die Väter erhalten mithin stets die ungeraden Zahlen (1, 3, 5, 7 usw.), die Mütter die geraden (2, 4, 8, 10 usw.). Bei Beachtung

dieser Vorschrift lässt sich die Stellung einer jeden Person im System der Ahnen, wie der um die genealogische Forschung verdiente Historiker Ottokar Lorenz auseinandersetzt, durch einen Bruch ausdrücken, in welchem die Anzahl der zu einer Generationenreihe gehörigen Ahnen den Zähler und die Ordnungszahl, welche ein Ahn in der Reihe führt, den Nenner liefert. Der Bruch $^{8}/_{8}$ bedeutet also die achte Person in der Generation von 8 Ahnen, der Bruch $^{16}/_{5}$ die fünfte Person in der Generation von 16 Ahnen. In Fig. 3 sind $^{16}/_{1}$ bis $^{16}/_{8}$ väterliche, $^{16}/_{9}$ bis $^{16}/_{16}$ mütterliche Ahnen der A_4-Generation. Wenn wir aus dem genealogischen Netzwerk (Fig. 1) durch Verfolgung der Descendenzlinien des Probandus a oder b oder c zu den Eltern, von diesen zu den Grosseltern, von hier wieder zu den Urgrosseltern, also von A_1 zu A_2, von A_2 zu A_3 usw. die Ahnentafeln in üblicher Weise (Fig. 3, 4, 5) herauszukonstruieren suchen und dabei die oben gegebene Regel der Anordnung befolgen, so ergibt sich bei Entwirrung des Netzwerks die richtige Stellung für jedes einzelne Paar in jeder Reihe ganz von selbst, und es nehmen dabei die väterlichen Ahnen die linke, die mütterlichen die rechte Hälfte der Tafel ein.

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen zur genaueren Erklärung der Figuren 3—5 übergehen, so sind dieselben als Beispiele von mir so ausgewählt worden, dass sie drei verschiedene Grade des schon früher erwähnten Ahnenverlustes darstellen. Ein Ahnenverlust tritt um so mehr ein, je mehr Verwandtenheiraten unter den Ahnen vorgekommen sind. Wenn diese sich nicht nachweisen lassen, so zeigt uns die Ahnentafel, wie schon früher besprochen wurde, eine Verdoppelung in jeder weiter zurückliegenden Generation nach der Formel 2^2, 2^3, 2^4 bis 2^n. Ein Beispiel hierfür bietet uns die Ahnentafel von a (Fig. 3). In ihr findet sich keine Verwandtschaft zwischen den Personen, die in der A_1- bis A_4-Generation Ehen untereinander geschlossen haben. Um die Descendenzlinien von a schon im genealogischen Netzwerk (Fig. 1) leicht aufzufinden, sind sie besonders kräftig und schwarz ausgezogen. Wir sehen auf einen Blick, dass sie schliesslich auf die Ahnen der vierten Generation hinführen, die den 16 Familien a bis r entstammen, von denen wir angenommen haben, dass sie untereinander nicht verwandt sind. In der A_4-Generation ergibt also die Ahnenprobe die volle Zahl von 2^4 oder 16 Personen,

deren Verschiedenheit auch durch die Buchstaben a bis r zum Ausdruck kommt. Aus dem genealogischen Netzwerk herauskonstruiert nimmt die Ahnentafel die übliche Form an, wie sie uns Fig. 3 zeigt.

Einen Fall von Ahnenverlust liefert uns die Analyse vom Probandus b (Fig. 1), dessen Descendenzlinien im genealogischen Netzwerk als unterbrochene Striche kenntlich gemacht sind. Diese führen uns in der zweiten Generation zu den Grossvätern von väterlicher und mütterlicher Seite, zu b und i. Sie haben zwei Schwestern n aus der Familie no*, die mit einem Stern hervorgehoben ist, geheiratet. Also haben die beiden Grossmütter, als Schwestern, dieselben Ahnen und zwar in der A_4-Generation die Personen n, p, o, r. Dieselben treten in der Ahnentafel von b doppelt auf, sowohl unter der väterlichen als auch unter der mütterlichen Ascendenz. Von der mathematisch gefundenen Zahl der Ahnen müssen also 4, da sie sonst doppelt gezählt würden, in Abzug gebracht werden. Es beträgt in der vierten Generation im Fall b die Zahl der Ahnen anstatt 16 nur 12 infolge des durch Verwandtenheirat herbeigeführten Ahnenverlustes.

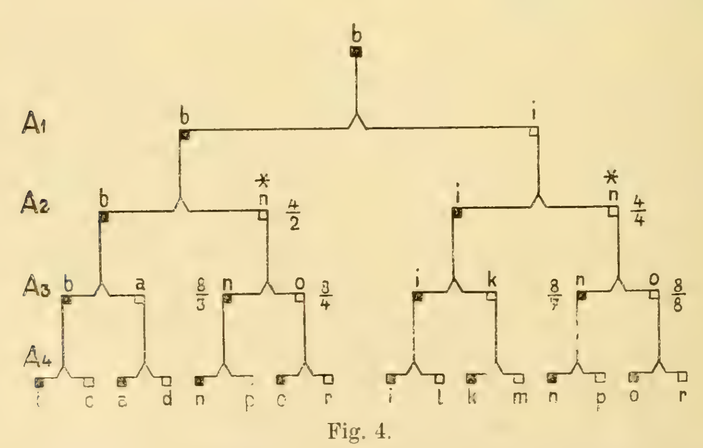


Fig. 4.

Auf Grund des genealogischen Netzwerks der Fig. 1 zusammengestellte Ahnentafel des Probandus b.

Wenn man auch hier aus dem genealogischen Netzwerk sich die übliche Form der Ahnentafel konstruiert, so tritt der Ahnenverlust noch deutlicher hervor (Fig. 4). Die beiden mit einem Stern bezeichneten Grossmütter n haben, da sie Schwestern sind.

dieselben Vorfahren. In der dritten Generation sind $^{8}/_{3}$ und $^{8}/_{4}$ dieselben Personen wie $^{8}/_{7}$ und $^{8}/_{8}$. Der Ahnenverlust beträgt 2. Anstatt 8 Ahnen sind in Wirklichkeit nur 6 vorhanden. In der A_4-Generation kommen die Buchstaben n, p, o, r links und rechts der Medianebene, mithin doppelt vor. Von 16 ist die Zahl der wirklichen Ahnen auf 12 gesunken; oder in einer allgemeinen Formel ausgedrückt: es beträgt der Ahnenverlust in jeder weiter zurückliegenden Generation das Doppelte wie in der vorhergehenden.

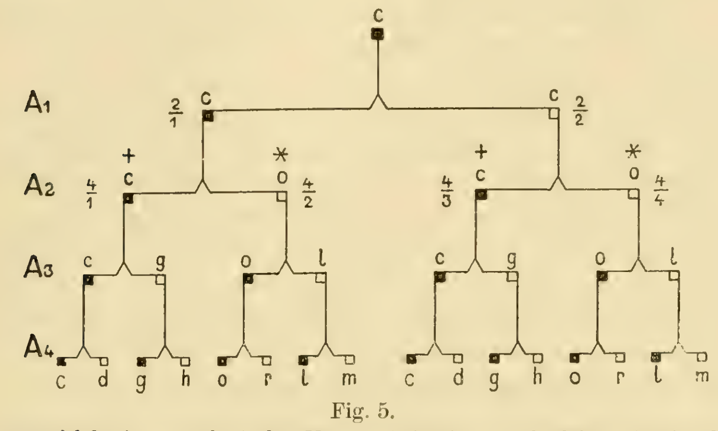


Fig. 5.
Ahnentafel des im genealogischen Netzwerk der Fig. 1 aufgeführten Probandus c.

Noch viel grösser als in b ist der Ahnenverlust in dem dritten Beispiel c. Er ist hier, wie sich aus dem genealogischen Netzwerk (Fig. 1) ablesen lässt, dadurch entstanden, dass in der A_2-Generation sich zwei Brüder c mit zwei Schwestern o verheiratet haben. Dann hat zwischen zwei aus diesen Familien erzeugten Kindern, die als Vetter und Base doppelt miteinander verwandt sind, eine Ehe stattgefunden, deren Abkömmling der Probandus c ist. Die zwei Brüder c sind Descendenten aus der Familie cg, die zwei Schwestern aus der Familie ol. Bei Aufstellung einer Ahnentafel (Fig. 5) in der bekannten Weise ist der hier eingetretene Ahnenverlust noch deutlicher zu überblicken. Denn in der A_3-Generation sind c, g, o, l links genau dieselben Personen wie in der weiblichen Linie rechts. Anstatt der sich rechnungsmässig ergebenden 8 sind nur 4 Ahnen wirklich vorhanden. In der A_4-Generation hat sich der Ahnenverlust von 4 auf 8 erhöht. Anstatt 16 beträgt die Zahl der Ahnen 8. Auf

der linken wie auf der rechten Seite der Ahnentafel finden sich dieselben Personen, die mit den Buchstaben c, d, g, h, o, r, l, m bezeichnet sind. In dem Beispiel c ist also der Ahnenverlust doppelt so gross als in b.

Als ein Vorzug des genealogischen Netzwerks muss endlich noch hervorgehoben werden, dass in ihm durch graphische Darstellung ein Einblick in verwandtschaftliche Verhältnisse gewonnen wird, in welchen die einzelnen Personen der väterlichen zu denen der mütterlichen Ascendenz stehen. Auf der Ahnentafel geht dies aus der Stellung und Bezifferung der Personen im System der Ahnen nicht hervor. Aus Fig. 4 ist nicht zu ersehen, dass $^4/_2$ und $^4/_4$ Schwestern aus derselben Familie sind, dass ferner $^8/_3$ und $^8/_4$ auf der einen Seite dieselbe Familie ist wie $^8/_7$ und $^8/_8$ auf der anderen. Ebenso ist aus Fig. 5 nicht direkt abzulesen, dass $^4/_1$ und $^4/_3$ zwei Brüder aus der Familie cg und dass $^4/_2$ und $^4/_4$ zwei Schwestern aus der Familie ol sind. Erst durch einen erläuternden Text müssen diese Verwandtschaftsverhältnisse klargestellt werden. Dagegen lassen sie sich aus der graphischen Darstellung des genealogischen Netzwerks direkt ablesen. Denn dass die Grossmütter des Probandus b von väterlicher und mütterlicher Seite, nämlich die weiblichen Personen in den Familien (bn) und (in) der A_2-Generation zwei Schwestern sind, ergibt sich sofort, wenn wir ihre Descendenzlinien in die A_3-Generation zurückverfolgen; dann sieht man, dass sie beide von der mit einem Stern bezeichneten Familie no* abstammen. Ebenso erfährt man im Fall c, dass sowohl in der väterlichen wie in der mütterlichen Ascendenz die beiden Grossväter zwei Brüder und die beiden Grossmütter zwei Schwestern sind. Denn von den beiden Grossvätern der beiden Familien co in der A_2-Generation führen die nach A_3 zurückverfolgten Descendenzlinien auf die mit einem Kreuz hervorgehobene Familie cg+ und von den beiden Grossmüttern derselben Familien auf die Familie ol* zurück. Zwei Brüder haben also unter den Vorfahren von c in der A_2-Generation zwei Schwestern geheiratet.

Eine besondere Rechtfertigung verlangt jetzt noch die räumliche Anordnung, welche ich den durch Zeugung auseinander hervorgehenden Generationen bei meinen graphischen Darstellungen gegeben habe. Mir scheint es das natürlichste zu sein, die der Gegenwart angehörende lebende Generation von Individuen die

oberste Stelle im genealogischen System einnehmen zu lassen. Sie bildet ja die Grundlage oder das Fundament, auf welchem die zukünftigen, durch neue Zeugungen entstehenden Generationen sich erheben werden, ebenso wie sie selbst auf der Grundlage ihrer Ahnengenerationen entstanden ist. Wenn wir also die Generationen der Individuen, die im Lebensprozess der Art aufeinander gefolgt sind, gleichsam in übereinander gelagerten Schichten anordnen, so müssen sie, je mehr sie der Vergangenheit angehören, eine umso tiefere Stelle in der Schichtenfolge oder in der Etagenanordnung des genealogischen Netzwerks erhalten.

Wenn in diesem Punkt eine Einigung erzielt ist, so ergibt sich die räumliche Anordnung der Generationen im Stammbaum und in der Ahnentafel von selbst. Im Stammbaum zählen wir sie von unten nach oben, indem wir von einem mehr oder minder entfernten Vorfahren als P ausgehen und seine Descendenz oder seine Nachkommen als F_1, F_2, F_3, F_4 usw. bezeichnen, wie es linkerseits vom Netzwerk der Fig. 1 angegeben ist. In graphischer Darstellung erhalten wir das Bild eines Baumes, von dessen Stamm (P) Äste und Zweige erster, zweiter, dritter Ordnung nach oben hervorwachsen. Die für Zwecke der Systematik angefertigten hypothetischen Stammbäume für das Tier- und Pflanzenreich sind in dieser Weise angefertigt.

Bei der Konstruktion der Ahnentafel dagegen zählen wir die Generationen der Vorfahren oder Ascendenz in umgekehrter Richtung als beim Stammbaum, von oben nach unten, wie es am rechten Rand von Fig. 1 angegeben ist, also A_1, A_2, A_3, A_4, A_5 usw. Daher wird der Baum, den man bei der graphischen Darstellung auch auf der Ahnentafel erhält, ein umgekehrter Baum, dessen Stamm nach oben, dessen Verzweigungen nach unten gerichtet sind; besser ist hierfür natürlich der Vergleich mit einem Wurzelwerk geeignet, das sich dichotom verzweigt und in den Boden der Vergangenheit in immer grössere Tiefen hineinwächst.

Die von mir gewählte Orientierung von Stammbaum und von Ahnentafel weicht von dem üblichen Verfahren in der Familienforschung ab, findet aber wohl ihre genügende Begründung in den angeführten Gesichtspunkten; auch rechtfertigt sie sich schon durch den Umstand, dass die Rekonstruktionen des Stammbaums (Fig. 2) und der Ahnentafeln (Fig. 3—5) aus dem genealogischen Netzwerk der Fig. 1 zu ihr direkt hinführen.

Zum Schluss meiner Mitteilung „Über eine neue Form der graphischen Darstellung für Studien der Genealogie und Erblichkeit“ sei mir noch ein kurzer Hinweis auf eine mit den vorausgegangenen Betrachtungen in engem Zusammenhang stehende aktuelle Streitfrage in der Entwicklungslehre der Organismen gestattet. Sie betrifft:

Die monophyletische oder polyphyletische Descendenz der Spezies.

Es lassen sich nämlich die Ergebnisse der wissenschaftlichen Genealogie und die Vorstellung des genealogischen Netzwerks, zu welcher uns die Untersuchung der Vermehrungsweise der Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung führt, nicht in Einklang bringen mit verschiedenen Lehren, welche durch den Darwinismus grossgezogen worden sind: sie stehen vielmehr in einem offenbaren Widerspruch zu denselben. Bekanntlich nehmen die meisten und einflussreichsten Anhänger Darwins die sogenannte monophyletische Descendenzhypothese, die Abstammung der Individuen gleicher Art von einem gemeinsamen Stammvater der Art an; dagegen lassen sie den Ursprung einer Art aus einer grösseren Anzahl nicht verwandter Stammväter oder die polyphyletische Descendenz nur ausnahmsweise und nur für die niedersten Lebewesen gelten. Es war daher eine Zeitlang in der Zoologie Mode geworden, sich das System der Organismen unter der Form eines Stammbaums vorzustellen.

Schon 1898 hat hierzu der Historiker Ottokar Lorenz[1]) mit vollem Recht bemerkt: „Für die Naturforschung ergeben sich aus der Betrachtung der Ahnentafel jedes einzelnen Individuums gewisse Probleme, deren Lösung vielleicht kaum noch in Betracht gezogen ist. Denn wenn die Ahnenforschung des Menschen zu einer unendlichen Vielheit von Individuen führt, so kann der Descendenzlehre umgekehrt die Frage nicht erspart bleiben, wie der Übergang der Arten von einer Form zur anderen gedacht werden kann, wenn die Genealogie doch lehrt, dass jedes Individuum eine unendliche Menge von gleichartigen und gleichzeitig zeugenden Ahnen voraussetzt und die Vorstellung einer Abstammung des Menschen durch Zeugungen eines Paares an der

[1]) Lorenz, Ottokar: Lehrbuch der gesamten wissenschaftlichen Genealogie, Stammbaum und Ahnentafel. Berlin 1898.

unzweifelhaft feststehenden Tatsache scheitern muss, dass jedes einzelne Dasein vielmehr eine unendliche Zahl von Adams und Evas zur Bedingung hat. Die Einheitlichkeit des Abstammungsprinzips steht daher zunächst im vollen Widerspruch zu den genealogischen Beobachtungen."

Der Gedanke ist unzweifelhaft richtig. Denn da jeder jetzt lebende Repräsentant einer Art, sofern ihre Erhaltung auf geschlechtlicher Zeugung beruht, das Endprodukt einer Unzahl von Ahnenreihen ist, so ist sein Ursprung, um ein Bild zu gebrauchen, gleichsam durch ein dichotom verzweigtes Wurzelwerk in dem Boden der Vergangenheit verankert. Genealogisch kann von einer Ableitung von einem einzigen, vor Urzeiten lebenden Stammahn gar nicht die Rede sein. Alles spricht hier zugunsten der Hypothese einer polyphyletischen Descendenz der Organismen, nichts für eine monophyletische Descendenz derselben.

Ferner liefert einzig und allein die Form des genealogischen Netzwerks für eine Untersuchung der wichtigen Verhältnisse der Erblichkeit und für die hierdurch hervorgerufenen Veränderungen der geschlechtlich erzeugten Individuen eine wissenschaftliche Grundlage. Denn es darf bei Hypothesen über die Entstehung neuer Arten nicht übersehen werden, dass die Nachkommenschaft eines jeden Geschlechtspaares mit anderen Generationsreihen derselben Spezies geschlechtliche Verbindungen in den verschiedenartigsten Kombinationen eingehen kann. Hieraus ergeben sich in Fragen der Erblichkeit die kompliziertesten Vorgänge, die sich innerhalb eines von einer Art bevölkerten Bezirkes oder innerhalb einer Population „nach der Ausdrucksweise des dänischen Forschers Johannsen" abspielen.

Da die einzelnen Individuen einer Population, namentlich wenn es sich um eine hoch organisierte Spezies, zum Beispiel den Menschen, handelt, stets in vielen, mehr oder minder geringfügigen Merkmalen voneinander variieren, so ist mit jeder Verbindung zweier genealogischer Linien eine Neukombination der individuellen Merkmale der Erzeuger in ihren Descendenten die notwendige Folge. Für die Lehre von der Artbildung enthüllt sich hieraus bei vorurteilslosem Nachdenken die grosse Schwierigkeit des ganzen Problems. Es sei nur auf die von Mendel und seinen Nachfolgern ermittelten Regeln und auf die zahlreichen neuen Lebensformen hingewiesen, die bei Di-, Tri- und Poly-

hybriden durch die verschiedenen Kombinationen der variierenden Merkmale in der ersten und den folgenden Generationen gesetzmässig und unabhängig vom Zufall entstehen.

Angesichts solcher Tatsachen ist es gar nicht denkbar, dass eine zufällig auftretende Variation eines einzelnen Individuums, weil sie um ein kleines Differential zweckmässiger als die übrigen organisiert ist, ihnen gegenüber einen ausschlaggebenden Selektionswert besitzen und sie deswegen im Kampf ums Dasein verdrängen sollte. Denn abgesehen von vielen anderen Gründen, auf die ich hier nicht eingehen will, kann eine Reinzucht des Merkmals in der Nachkommenschaft schon im Hinblick auf die stets wieder von neuem eintretenden Kombinationen mit anders beschaffenen Descendenzlinien gar nicht stattfinden. Also kann auf diesem Weg die auf dem Zufall gegründete Selektionstheorie von Darwin, namentlich in der von Weismann verschärften Fassung, eine neue Artbildung überhaupt nicht zustande bringen. In einem genealogischen Netzwerk können nur Ursachen, die gesetzmässig und in längerer Dauer mehr oder minder auf alle Glieder einer Population einwirken, in ihnen bestimmt gerichtete Veränderungen hervorrufen, die für die Artbildung von Bedeutung sind; sie müssen hierbei die erblichen Grundlagen der Art oder ihr Idioplasma in vielen Individuen treffen. So weisen unsere Beobachtungen über die Genealogie der Organismen nicht auf eine monophyletische Entstehung der Art auf Grund der Zufallstheorie, sondern auf eine polyphyletische Descendenz unter der Wirkung von Naturgesetzmässigkeiten und unter Preisgabe der Natural Selection hin.[1]) Einen ähnlichen Standpunkt hat schon der verstorbene Nägeli in seinem bekannten, 1884 erschienenen Werke über Abstammungslehre eingenommen.

---

[1]) Meine in diesen wenigen Bemerkungen kurz angedeutete, ablehnende Stellung zu einigen Hauptlehren des Darwinismus, besonders in der von Weismann schärfer geprägten Form, habe ich, gestützt auf die umfassenden und vielseitigen Fortschritte der modernen biologischen Forschung, ausführlich begründet in einem soeben erschienenen, in 16 Kapitel eingeteilten Buch: „Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie. Mit 115 Abbildungen. Jena 1916. Verlag von Gustav Fischer.

Über die theoretische Fassung des Problems der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von

Prof. Dr. **Jan Hirschler** (Lemberg-Universität).

Inhalt:

„Tausend Dinge, die unserer beschränkten Einsicht als unmöglich erschienen, haben sich eben doch als tatsächlich sich ereignend herausgestellt. Es kommt vielmehr auf die richtige Fragestellung an . . . ." (A. Lang: Über Vererbungsversuche, 1909, S. 67.)

1. Einleitung.

Das bekannte Werk Richard Semons', welches sich mit dem Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften" befasst, hat mich zu Überlegungen angeregt und gewisse Gedanken ausgelöst, die im folgenden eingehender darzustellen sind. Es geht auf Probleme ein, die bekannterweise ersten wissenschaftlichen Ranges sind, die aber wegen ihrer Strittigkeit immer noch einer weiteren Diskussion und theoretischen Fassung bedürfen. Es wird mancherseits mit gewissem Recht hervorgehoben, dass in einer strittigen Frage die Tatsachen vor allem zu entscheiden und das letzte Wort zu sprechen haben und man könnte der Richtigkeit dieser Behauptung nichts vorwerfen, wenn unsere wissenschaftliche Arbeit derart wäre, dass die Tatsachen selbst,

wenigstens in manchen Fällen, das theoretisch-hypothetische Moment unserer Arbeit überflüssig machen sollten. Nun gibt es aber so einen Fall überhaupt nicht, denn jede Tatsache gewinnt ihren Wert erst dann, wenn sie dem Gebäude der betreffenden Wissenschaft eingefügt ist und diese Einfügung kann bekannterweise nur auf dem Wege einer theoretischen, synthetischen Verknüpfung mit anderen Tatsachen, Begriffen und Theorien zustande kommen. So lange diese Einfügung ausbleibt, gehören „blosse“ Tatsachen einer Wissenschaft nicht an, sie sind für die Wissenschaft wertlos. Ist nun die theoretische Einfügung einer Tatsache bei jeder wissenschaftlichen Arbeit eine conditio sine qua non, so muss dabei der grösste Nachdruck darauf gelegt sein, dass diese Einfügung richtig sei, das ist, dass sie der nicht zu erfassenden Wirklichkeit womöglich nahe komme. Aus diesem „wo möglich“ ergibt sich aber eine gewisse Willkürlichkeit und Unsicherheit der Einfügung, wie auch die Relativität des Wertes, welcher einer gewissen Tatsache auf Grund dieser Einfügung beigemessen wurde. Es heisst also dann weiterarbeiten, um durch neue Problemfassungen die erwähnten Mängel auf ein Minimum zu reduzieren.

Semon hat es eben auf meisterhafte Weise verstanden, durch Einführung neuer und Ausmerzung alter Begriffe, deren Eindeutigkeit viel zu wünschen liess, dem Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften“ eine logisch strengere Formulierung zu geben und von ihr ausgehend, den betreffenden Tatsachen ihren richtigen Wert beizumessen, wodurch eine Basis zur weiteren kritisch-theoretischen Ausarbeitung dieser Frage geschaffen wurde. Wir beabsichtigen nun im Anschlusse an seine Arbeit, auf die neu seitens Semon aufgestellten, wie auch auf manche ältere seinerseits akzeptierte Begriffe einzugehen, um auf ihre Relativität und die sich daraus ergebenden Konsequenzen hinzuweisen. Hernach werden wir uns dem Problem der „somatischen Induktion“ zuwenden und versuchen, ob sich nicht eine allgemeine Regel aufstellen lässt, nach welcher, wenn die zu erörternden Bedingungen in den Tatsachen vorliegen, eine somatische Induktion anzunehmen ist. Diese Überlegungen werden uns dem Problem der direkten und parallelen Induktion näher bringen, wobei zu erwägen sein wird, unter welchen Bedingungen diese Induktionen möglich sind. Im folgenden befassen wir uns mit den Begriffen

somatische Induktion und Vererbung und diskutieren ihr gegenseitiges Verhältnis. Durch dieses Vorgehen wird die theoretische Einfügung mancher Tatsachen eine gewisse Änderung erfahren, die, wie wir hoffen, zur besseren Erkenntnis ihres Wertes für die in Betracht kommenden Probleme beitragen wird.

2. Voraussetzungen des Problems.

In der Frage nach der Vererbung „erworbener Eigenschaften", oder besser gesagt, erworbener Reaktionsfähigkeiten (Semon, Reaktionsnormen, Woltereck), bedienen wir uns auf jedem Schritt und Tritt eines Begriffes, welcher in den Worten „erworbene Reaktionsfähigkeit" enthalten ist. Es ist nun leicht verständlich, dass es schon vielen daran gelegen war, diesen Begriff richtig zu formulieren, um in einem konkreten Falle eine erworbene Reaktionsfähigkeit von einer nicht erworbenen, also vererbten, unterscheiden zu können und die eventuelle Verwechselung zweier verschiedener Phänomene, der Vererbung erworbener mit der Vererbung vererbter Reaktionsfähigkeiten zu vermeiden. Wenn ein Organismus, unter dem Einflusse eines äusseren Faktors, eine Reaktionsfähigkeit erwirbt, so kann dies im geläufigen und richtigen Sinne der Worte nur soviel heissen, dass er eine Reaktionsfähigkeit gewinnt, die in ihm früher nicht vorhanden war und somit für ihn neu ist. Die Erwerbung oder Gewinnung einer Reaktionsfähigkeit können wir uns im Organismus nur als einen Entwicklungsvorgang vorstellen, der in ihm Neues in struktureller und funktioneller Hinsicht hervorbringt. Setzen wir Erwerbung einer Reaktionsfähigkeit gleich Entwicklung, so muss dann weiter gefragt werden, ob diese Entwicklung Neubildung sensu stricto, also Bildung des nicht früher Vorhandenen ist, oder uns nur Entfaltung des Vorhandenen, Unwahrnehmbaren und auf irgend eine Weise Präformierten darstellt. Die Schwierigkeiten, die dieser Entscheidung im Wege stehen, finden bekannterweise ihren vollen Ausdruck in der Kontroverse, ob Entwicklung überhaupt, als Evolution oder als Epigenese aufzufassen ist, ein Streit, der bis auf den heutigen Tag bestehen bleibt und die embryologische Literatur erfüllt. Die Frage nach der Erwerbung einer Reaktionsfähigkeit fällt also in das Gebiet der Entwicklungslehre, welcher neben der normalen Embryologie und der Lehre von der un-

geschlechtlichen Vermehrung der Organismen, auch die ganze Restitutionslehre angehört. Dieser letzteren ist durch die Untersuchungen O. Hertwigs, Roux', Drieschs u. a. die Theorie von den latenten Potenzen entsprungen und hat bald das Gebiet der Vererbungslehre beherrscht. Die Mendelschen Spaltungen, das Auftreten der Nova bei Bastardierungsversuchen und der Atavismen, sind uns nur mit Hilfe dieser Theorie, das ist unter Annahme eines Latent- oder Manifest-Werdens von Potenzen (Eigenschaften, Reaktionsfähigkeit), verständlich. Diese Theorie, die mit der älteren Präformations- oder Evolutionstheorie, auf dem Gebiete der normalen Embryologie, gemeinsame Züge hat, greift nun auch auf unsere Frage über und stellt uns vor das Dilemma, ob unter dem Einflusse des veränderten Milieus die „Erwerbung" doch nicht nur eine Auslösung einer früher latenten Reaktionsfähigkeit und das „Verschwinden" nicht nur ein Latent-Werden einer bis jetzt manifesten Reaktionsfähigkeit ist.

Diese Schwierigkeiten, die bei der Lösung unserer Frage vorliegen, ergeben sich aufs klarste aus einer folgenden Äusserung Plates: „Um sicher zu sein, dass das . . . Merkmal wirklich „neu" ist, muss verlangt werden, dass der Versuch an einer reinen Rasse ausgeführt wurde . . . Weiter kann gefragt werden, ist die Wiedererweckung einer latenten atavistischen Anlage als eine neue Eigenschaft anzusehen . . . Eine Verlustmutation kann äusserlich als progressives Merkmal erscheinen und umgekehrt kann ein neuer Hemmungsfaktor hinzukommen und trotz dieser progressiven Veränderung des Keimplasmas äusserlich den Eindruck eines Verlustes machen. Ausserdem kann das neue Merkmal ein atavistisches Gepräge haben, weil zufällig der im Keimplasma neu gebildete Erbfaktor einem in früheren Zeiten vorhandenen entspricht. Ich halte daher . . . jede erbliche, bei den direkten Vorfahren nicht nachweisbare Eigenschaft für neu." An einer anderen Stelle lesen wir, dass „als neu hat jede infolge einer Keimplasmaänderung sich zeigende Eigenschaft zu gelten, auch wenn sie atavistischen Charakters ist, weil die eigentliche Natur dieser Änderung nie sicher festzustellen ist". Ähnlich äussert sich auch ein anderer Forscher, nämlich Kammerer: „Damit man . . . von einem wirklich neuen, wirklich hinzuerworbenen Merkmal reden kann . . . verlangen alle modernen Genetiker offenbar, dass auch jede Disposition, jede Anlage dazu dem

betreffenden Organismus vor Einsetzen des Induktionsexperimentes gefehlt haben müsse. Das ist aber ein unmögliches Verlangen . . . Die . . . Möglichkeit, eine Eigenschaft abzuändern und bis . . . zu völliger Neuheit weiter auszugestalten, muss allerdings gegeben sein.“ Aus diesen Worten ergibt sich, was schon vorher gesagt wurde: Die Unmöglichkeit, in einem konkreten Falle sicher zu entscheiden, ob eine „erworbene“ Eigenschaft resp. Reaktionsfähigkeit nur ausgelöst oder tatsächlich neu erworben, ob eine „verlorengegangene“ Reaktionsfähigkeit nur latent geworden, oder spurlos verschwunden ist.

Da nun dieser Entscheidung Schwierigkeiten im Wege stehen, die einstweilen nicht zu bewältigen sind, trachtete man sie, um das Problem der Vererbung „erworbener“ Reaktionsfähigkeiten aufrecht zu erhalten, auf eine gewisse Weise zu umgehen. Dieses Umgehen besteht darin, dass man, wie dies einige Autoren gemacht haben, statt von erworbenen, nur von geänderten Reaktionsfähigkeiten spricht. Durch diese Ausdrucksweise wird nicht präjudiziert, ob eine gegebene Reaktionsfähigkeit neu erworben oder nur ausgelöst ist, sie ist also objektiv, vorsichtig und sagt nichts im voraus. Die Begriffe Neuerwerbung, Auslösung, Latentwerden, Verschwinden finden alle Platz in einem allgemeineren Begriffe, diesem der Änderung. Semon bedient sich fast an allen Stellen seines Werkes dieser Ausdrucksweise, z. B. S. 7: „Das Wesentliche ist . . . sowohl bei Eltern wie bei Kindern die veränderte Reaktionsfähigkeit der reizbaren Substanz“, oder S. 9: „. . . worauf es ankommt, ist der Nachweis, dass ein auf die Elterngeneration ausgeübter Reiz . . . sich nicht nur bei ihr selbst, sondern auch bei der Nachkommenschaft durch eine Änderung der Reaktionsfähigkeit äussert . . .“ Durch diesen allgemeineren Begriff scheint mir aber wenig gewonnen zu sein, denn wir können mit gutem Rechte fragen, ob die geänderte Reaktionsfähigkeit neu oder ausgelöst ist. Diese Frage stellt uns aber wiederum vor die vorher erwähnte Schwierigkeit.

Wir sehen also, dass der Frage nach der Vererbung erworbener oder geänderter Reaktionsfähigkeiten ein Unbekanntes und Unsicheres anhaftet, welches sich daraus ergibt, dass wir nicht imstande sind, im Organismus das Neue von dem Nicht-Neuen zu unterscheiden und somit auch die Phänomene der Vererbung geänderter (erworbener) Reaktionsfähigkeiten von diesen der Ver-

erbung vererbter Reaktionsfähigkeiten auseinander zu halten. Wollen wir also unser Problem bestehen lassen, so müssen wir es auf einer sich nicht zwingend aus den Tatsachen ergebenden Voraussetzung aufbauen, nämlich auf der Annahme, dass jede, unter dem Einfluss der geänderten Umwelt entstandene Änderung der Reaktionsfähigkeit am (im) Organismus, als neu zu betrachten ist.

Ausser auf der genannten Voraussetzung, fusst das Problem der Vererbung geänderter Reaktionsfähigkeiten, in manchen vielerseits anerkannten Fassungen, auch noch auf einer anderen: Sie wird bekanntlich entweder als somatogene Vererbung und somatische Induktion, oder auch als direkte und Parallelinduktion, mit folgender, blastogenen Vererbung, aufgefasst. Alle die zuletzt erwähnten Begriffe, wie somatogene Vererbung, somatische Induktion, Parallelinduktion, blastogene Vererbung, stützen sich auf einer gemeinsamen Voraussetzung, nämlich auf der Annahme, dass der vielzellige Organismus aus zweierlei Grundelementen, aus dem Soma und dem Blastos (Geschlechtszellen) aufgebaut ist, die einander gegenüberzustellen sind. Lassen wir diese Annahme fallen, so teilen ihr Schicksal auch alle genannten Begriffe (Theorien). Diese Annahme besagt nun, dass zwischen dem Soma und dem Blastos ein tiefgreifender Unterschied besteht, indem einer jeden Blastoszelle die Fähigkeit zukommt, den vollen Organismus aufzubauen, während der einzelnen Somazelle diese Fähigkeit abkommt. Prüfen wir die Richtigkeit dieser Annahme an Hand von Tatsachen, so finden wir sie gar nicht zureichend bewiesen. Wir wissen wohl auf Grund von zahlreichen Untersuchungen, dass die somatischen Zellen, während der Restitutions- und Knospungsvorgänge, bei verschiedenen Tiergruppen und bei erwachsenen Organismen vielerlei tiefgreifenden Metaplasien unterliegen können, wodurch der Unterschied bezüglich der Bildungspotenz, zwischen ihnen und den totipotenten Geschlechtszellen, mehr oder weniger herabgesetzt wird. Wir kennen weiter Fälle, und die sind für unsere Fragen vor allem wichtig, in denen die somatischen Zellen eine Totipotenz manifestieren, wodurch der Unterschied zwischen ihnen und den Geschlechtszellen aufgehoben wird: Bekannterweise können die einzelnen Blastomeren junger Furchungskeime bei manchen Tieren (Seeigel, Amphioxus, Hydroiden u. a.) das ganze Individuum aus sich entwickeln und obwohl bei diesen Tieren keine Keim-

bahnen (Diminutionsvorgänge, Ektosomenverlagerung) bis jetzt entdeckt wurden, müssen wir im voraus annehmen, dass ihre jungen Furchungskeime neben solchen Blastomeren, die der „latenten“ Keimbahn angehören, auch solche enthalten, die, obwohl ihrer Bildungspotenz nach den Keimbahnblastomeren gleich, wegen ihrer weiteren Rolle, während der Embryonalentwicklung, dem Begriffe einer „echten“ Somazelle unterzuordnen sind. Hier möge auch auf die Polyembryonie hingewiesen sein, die aus der Entwicklung der Insekten, der Säugetiere und des Menschen (eineiige Zwillinge und Drillinge) bekannt ist und die neue Beweise für die Totipotenz der Somazellen abgibt. Wir möchten hier auch anhangsweise bemerken, dass die Keimbahnen, die aus der Entwicklung einiger Tiergruppen (Nematoden, Copepoden, Insekten, Sagitta u. a.) bekannt sind, keineswegs das Vorhandensein einer Totipotenz bei den Ursomazellen ausschliessen, wenn sich die letzteren bei operativen Eingriffen auch „negativ“ verhalten und keine Totipotenz manifestieren sollten, denn wie wir schon an einer anderen Stelle betont haben, gibt uns das Negative überhaupt keinen Aufschluss über den Potenzgehalt der betreffenden Zellen oder des Zellenaggregates. Wir haben aber bezüglich der Totipotenz der Somazelle noch eine Reihe positiver Tatsachen zu erwähnen: Braem konnte für manche Cnidarier feststellen, dass die Knospe, die sich hernach zum vollen Organismus entwickelt, lediglich aus Ektodermzellen aufgebaut wird, wodurch die Totipotenz dieser Elemente bewiesen ist. In meinen unveröffentlichten Untersuchungen über die Restitutionsvorgänge bei einer tricladen Planarie (Dendrocoelum) konnte ich bei Tieren, denen das Vorderende durch einen knapp vor der Pharyngealtasche angelegten Querschnitt abgetrennt und mit ihm die Ovarien entfernt wurden, eine Restitution dieser Organe aus parenchymatischen, also somatischen Zellen wahrnehmen. Janda hat bei einem Anneliden (Criodrilus), nach Beseitigung der ganzen Genitalregion, eine Regeneration der Geschlechtsdrüsen (Ovarien und Samenbläschen) aus somatischen Elementen beobachtet. Child gibt für eine Cestoden-Spezies (Moniezia) an, dass bei normalen nichtoperierten Individuen Geschlechtszellen aus somatischen Elementen produziert werden. Sogar für die Wirbeltiere (Kuschakewitsch — Amphibien) wurde eine Entwicklung der Geschlechtszellen aus Somazellen beschrieben, später aber stark angezweifelt (Witschi).

die endgültige Lösung dieser Frage, für die zuletzt genannte Tiergruppe, muss also noch abgewartet werden. Wenn wir aber auch von dem zuletzt genannten Falle absehen, so haben wir in den übrigen angeführten Beispielen eine Reihe von Tatsachen vor uns, die über jeden Zweifel beweisen, dass bei verschiedenen Tiergruppen der somatischen Zelle eine Totipotenz zukommt und zwar kann sie diese Totipotenz auf dreierlei Weise manifestieren, 1. indem sie einem indeterminiert äquipotentiellen System (Driesch) angehört, in welchem jedes aus jedem entstehen kann (z. B. manche Cnidarier-Knospen — Braem, Derivat-Keime bei Polyembryonie, regulierende Seeigelkeime nach vorangehender Deformation), 2. indem sie aus sich direkt den ganzen Organismus entwickelt (Entwicklung isolierter Blastomeren), 3. indem sie sich in eine Geschlechtszelle umwandelt. Da sie in all diesen Fällen totipotent ist, wird in ihnen der vorher angenommene Unterschied zwischen dem Soma und dem Blastos aufgehoben.

Es fragt sich nun, ob in denjenigen Fällen, wo die somatischen Zellen keine Totipotenz manifestieren, diese ihnen tatsächlich fehlt. Die Antwort auf diese Frage haben wir schon vor kurzem angedeutet; wir haben gesagt, was uns richtig erscheint, dass das Negative überhaupt keinen Aufschluss über den Potenzgehalt einer Zelle gibt, woraus folgt, dass, wenn eine somatische Zelle auch keine Totipotenz manifestiert, dies noch immer kein Beweis für ihr Fehlen ist. Im Zusammenhange mit dieser Bemerkung sei daran erinnert, dass Weissmann, der Begründer der Anschauung von dem Zusammengesetztsein des vielzelligen Organismus aus zweierlei Elementen, dem Soma und dem Blastos, schon für manche Fälle die Anwesenheit von Ersatzdeterminanten in somatischen Zellen annahm und somit den Begriff der somatischen Zelle diesem der Geschlechtszelle näher brachte. In dieser Richtung ist dann O. Hertwig viel weiter gegangen, indem er sich in seiner Theorie der erbgleichen Teilung direkt auf den Standpunkt stellte, dass jeder somatischen Zelle das volle Keimplasma zukommt. Eine ganz ähnliche Auffassung dieser Frage finden wir auch bei Roux in seiner Theorie der bikeimplasmatischen Parallelinduktion, wo zu lesen ist, dass „. . . das somatische Keimplasma direkt . . . dieselbe Beschaffenheit (hat), wie das generative Keimplasma . . .“ Ich führe hier die Anschauungen dieser

hervorragenden Forscher an, um zu zeigen, dass ihnen die Annahme von der Totipotenz der somatischen Zelle richtig erscheint, denn einerseits manifestieren die somatischen Zellen Totipotenz, was ohne Zweifel durch zahlreiche Tatsachen bewiesen ist, anderseits wenn sie diese auch nicht manifestieren, so ist das kein Beweis für ihr Fehlen. Es gibt eben noch keine Beweise dafür, dass den Somazellen Totipotenz fehlt, sie müssen erst erbracht werden. Nehmen wir an, dass die Somazellen in allen Fällen totipotent sind, so schliesst sich das Problem der Vererbung geänderter Reaktionsfähigkeiten, so wie es uns jetzt in einigen theoretischen Fassungen vorliegt, von selbst aus. Von einer somatischen Induktion wird dann nicht mehr gesprochen werden können, denn der vielzellige Organismus ist bei dieser Auffassung nur aus totipotenten Zellen aufgebaut und enthält nicht mehr ein Soma; aus denselben Gründen würde auch der Begriff somatogene Vererbung unhaltbar werden. Aber auch eine Theorie der Parallelinduktion würde dann nicht mehr zu Recht bestehen können: denn wenn der vielzellige Organismus nicht aus zweierlei (Soma und Blastos), sondern nur aus einerlei Elementen (totipotenten Zellen) zusammengesetzt ist, so fehlt ihm eben das, was durch einen Reiz parallel getroffen werden kann. Das Problem der Vererbung geänderter Reaktionsfähigkeiten würde dann nur als blastogene Vererbung aufgefasst werden können. Wollen wir also die Begriffe somatische Induktion, somatogene Vererbung, Parallelinduktion für unser Problem aufrecht erhalten, so müssen wir zur Voraussetzung greifen, dass zwischen den somatischen und den Geschlechtszellen ein Unterschied bezüglich ihrer intimen, unwahrnehmbaren Beschaffenheit, nämlich ihrem Potenzgehalt, besteht, was sich aber keineswegs zwingend aus den Tatsachen ergibt. Diese zweite Annahme enthält also auch ein Unaufgeklärtes und Unsicheres, ähnlich wie die erste, die den Begriff Neubildung betrifft.

Das Unsichere beider Voraussetzungen stammt, wie leicht zu erkennen ist, aus gemeinsamer Quelle, nämlich aus der Lehre von den latenten Potenzen; lassen wir diese Lehre fallen, so entbehren wir der ersten Voraussetzung fast vollkommen, der zweiten jedenfalls in sehr vielen Fällen. Ob aber dieser Weg zu gehen ist, diese Frage lassen wir offen. Eine Entscheidung ist zurzeit unmöglich.

3. Der Begriff „somatische Induktion".

„. . . . die Entscheidung, ob bei einer erblichen Veränderung eine direkte elementar-energetische, nicht erregungs-energetische Einwirkung auf die Keimzellen stattgefunden hat oder nicht, ist gerade der springende Punkt, um den sich heute der Streit der Meinungen dreht Er ist mit den bisherigen experimentellen Methoden gar nicht ohne weiteres zu entscheiden und bedarf einer weitgehenden Analyse . ." (Semon: Das Problem . . . 1912, S. 62).

Den Begriff somatische Induktion fassen wir möglichst einfach: Wir verstehen darunter irgendeine Beeinflussung der Geschlechtszellen durch das Soma. In dieser Fassung stellt uns die somatische Induktion einen speziellen Fall der Korrelation dar, und so wie durch zahlreiche Experimente (Kastration, Geschlechtsdrüsentransplantation) der Frage nachgegangen wurde, ob die Geschlechtsdrüsen auf das Soma einen Einfluss ausüben können, so wird, wenn es sich um den Nachweis der somatischen Induktion handelt, diese Frage umgekehrt und nach Tatsachen gesucht, die eine Beeinflussung der Geschlechtszellen durch das Soma beweisen würden. Um unsere Frage zu beantworten, wurden im experimentellen Verfahren vor allem zwei Wege eingeschlagen: Einerseits wurden Geschlechtsdrüsen aus dem ihrigen Soma in andere, anders beschaffene Soma implantiert und somit geänderten „endogenen Reizen" (Semon) ausgesetzt, andererseits wurde auf den ganzen Organismus mittels einem oder mehreren gut definierten „ektogenen Reizen" (wie Temperatur, Feuchtigkeit, Licht u. a.) gewirkt; würde bei der ersten Versuchsanordnung, an den Individuen, die den Zellen der implantierten Geschlechtsdrüse entstammen, irgend eine Änderung wahrzunehmen sein, so würde diese Tatsache das Bestehen einer somatischen Induktion einwandfrei beweisen, vorausgesetzt, dass das Milieu vom Anfange des Versuches an unverändert blieb, und dass während der Operation keine ektogenen Reize die Geschlechtszellen direkt geändert haben. Leider liegen uns aber derzeit, was auch Semon mehrmals hervorhebt, keine durch Implantations-Experimente gewonnene Tatsachen vor, die als zureichende Beweise für eine somatische

Induktion auf dem Wege endogener Reizwirkung gelten könnten. Viel mehr Sicheres ergibt sich für unsere Frage aus anders eingerichteten Versuchen, über welche Sitowski, Gages und Riddle in ihren Arbeiten berichten. In diesen Versuchen wurden dem Soma fettlösliche Farbstoffe zugeführt und ihr Transport in die Geschlechtszellen beobachtet. Diesen Transport können wir uns nur so vorstellen, dass die Farbstoffe dem Strome eines Vehikels folgen und mit ihm in die Geschlechtszellen gelangen. Ihre Anwesenheit in den Geschlechtszellen beweist, wie uns scheint, zweifellos, dass gewisse, näher noch unbekannte flüssige Substanzen vom Soma aus in die Geschlechtszellen eindringen und, was selbstverständlich ist, sie auf irgend eine Weise beeinflussen müssen, sei es, dass sie ihr Wachstum fördern oder an der Ausbildung der Reservestoffe (Dotter) beteiligt sind oder vielleicht auf eine andere Weise ihre Beschaffenheit ändern. Dass die normale Entwicklung der Geschlechtszellen in manchen Fällen an ein spezifisches inneres Milieu (Claude Bernard) gebunden ist, ergibt sich zureichend daraus, dass, wenn wir bei Säugetieren Geschlechtsdrüsen in ein fremdes inneres Milieu verpflanzen, die Keimzellen allmählich in Degeneration verfallen und in den geänderten physiologischen Verhältnissen nicht mehr fortdauern können. Alle diese Tatsachen weisen ganz sicher darauf hin, dass bei manchen Organismen eine ganz innige korrelatorische Abhängigkeit der Geschlechtszellen vom Soma besteht, oder anders gesagt, dass die Geschlechtszellen vom Soma beeinflusst werden, so dass die somatische Induktion auf dem Wege endogener Reizleitung nicht nur als Möglichkeit zu denken, sondern durch Tatsachen bewiesen ist.

Bezüglich der Frage nach dem Bestehen einer somatischen Induktion, die durch ektogene, von aussen den Organismus treffende Reize ausgelöst werden soll, gehen die Meinungen der Biologen stark auseinander: Dieselben Tatsachen dienen den einen als zureichende Beweise der somatischen Induktion, während sie die anderen durch die Annahme einer Parallelinduktion oder einer direkten Geschlechtszellen-Induktion (Beeinflussung) zu erklären versuchen. Der Streit der Meinungen hat seinen Grund darin, dass der Begriff somatische Induktion, wie auch anderer mit ihm innig verbundener Begriffe, die die Bedingungen dieses supponierten biologischen Phänomens betreffen, immer noch einer

strengen, allgemein anerkannten theoretischen Fassung harrt, deren Mangel zahlreiche Missdeutungen der Tatsachen verursacht und zu Kontroversen führt, die auf Missverständnissen beruhen. In dieser Richtung hat vor allem Semon klärend gewirkt, weswegen wir von seinen Anschauungen ausgehen, um aus ihnen die unserigen abzuleiten.

Wir müssen uns vor allem, wenigstens in allgemeinen Zügen, darüber klar werden, wie sich die Energien, die von aussen den Organismus treffen, in ihm weiter fortpflanzen und in welcher Form sie eventuell auf die Geschlechtszellen einwirken. „Auf welchem Wege kann . . . ein verändernder Einfluss zu den im Körper . . . eingeschlossenen Keimzellen gelangen?“ fragt Semon, und seine Antwort darauf ist folgende: „Hier sind zwei Möglichkeiten gegeben. Äussere Einwirkungen können die Keimzellen direkt treffen . . . Es ist . . . die Möglichkeit gegeben, dass . . . Einflüsse, die wir aus der Physik und Chemie kennen, unabgeschwächt als solche zu den Keimzellen gelangen. Diese nicht zu Erregungen transformierten energetischen Einflüsse habe ich (1910) als elementare Energien bezeichnet. Nun ist aber noch eine zweite Möglichkeit einer energetischen Beeinflussung der Keimzellen gegeben . . . . Wie ich in meiner Arbeit über den Reizbegriff . . . ausgeführt habe, sagen wir von einer elementaren Energie dann aus, dass sie als Reiz auf einen Organismus wirkt, wenn sie in seiner reizbaren Substanz Erregungen auslöst. Auch die Erregung ist ein energetischer Vorgang, und wahrscheinlich wird man im Laufe der Zeit dahin gelangen, sie auf elementarenergetische Vorgänge zurückzuführen. So lange wir aber nicht so weit sind, empfiehlt es sich, für die physikalisch-chemisch noch nicht hinreichend erforschte Energieform eine besondere Benennung in Anwendung zu bringen. Wir können sie als Erregungsenergie bezeichnen und können sagen: beim Reizvorgang findet im Organismus eine Transformation von elementarer Energie in Erregungsenergie statt . . .“ (S. 95). Und weiter S. 101 ist folgendes zu lesen: „Die Reize können die Keimzellen entweder direkt, nicht transformiert, also als elementare Energien, getroffen haben (elementar-energetische Induktion); oder aber sie können im Soma Erregungen ausgelöst haben, durch welche eine Induktion der Keimzellen bewirkt worden ist (somatische Induktion durch ektogene Erregungen)“. Bemerkt sei hier, dass das Wort „direkt“

nicht immer seitens Semon in demselben Sinne gebraucht wird, meistens ist es bei ihm, wie z. B. in den zuletzt angeführten Sätzen, gleichbedeutend mit „untransformiert“, daneben kann es aber auch heissen „unmittelbar“, wie z. B. in diesem Satze: „ . . . die Möglichkeit, dass etwa bei den wasserlebenden Amphibien normalerweise Wasser durch Kloake und Ovidukt direkt bis zu den Keimzellen vordringt, liess sich durch Tatsachen ausschliessen. . . .“ Dass in den Fällen, wo die Energien die Keimzellen direkt, d. i. unmittelbar treffen und verändern, von keiner somatischen Induktion gesprochen werden kann, ist selbstverständlich; weniger dagegen einleuchtend scheint mir die Anschauung Semons zu sein, auch in denjenigen Fällen die somatische Induktion in Abrede zu stellen, wo die Energien auf dem Wege des Somas untransformiert, also auch nach Semon direkt, bis zu den Geschlechtszellen gelangen, wie z. B. Hitze oder Kälte bei einem Kaltblüter.

Wir müssen uns nur nochmals darüber klar werden, wie sich eine von aussen kommende Energie im Organismus fortpflanzt. Nehmen wir in Betracht die Wirkung von Hitze oder Kälte, die so oft als modifizierende Faktoren in der experimentellen Biologie gebraucht wurden: Wird ein Warmblüter einer höheren Temperatur ausgesetzt, so unterliegt bekannterweise die Wärmeenergie in ihm einer fast restlosen Transformation, was sich zur Genüge daraus ergibt, dass die Temperatur des Warmblüter-Körpers unverändert bleibt. Wirken diese transformierten Energien auf die Geschlechtszellen ein und verändern sie, so liegt hier zweifellos somatische Induktion vor. Setzen wir aber einen Kaltblüter, z. B. eine Schmetterlingspuppe, einer höheren Temperatur aus, so nimmt ihr Körper allmählich die Temperatur der neuen Umwelt an, woraus sich ergibt, dass die Wärmeenergie in untransformierter, origineller Form ihren Körper durchdrungen hat Damit ist aber das Schicksal der von aussen zuströmenden Wärmeenergie bei weitem noch nicht erschöpft. Wir erinnern an die allgemein bekannte Tatsache, dass die strukturelle Heterogeneität ein gemeinsames Merkmal alles Lebendigen ist; jedes Organ, jedes Gewebe, jede Zelle stellt uns ein durch und durch heterogenes Ding dar, dessen Bestandteile chemisch, physikalisch, topographisch und somit auch funktionell verschieden beschaffen sind. Denken wir uns eine Zelle, deren verschiedene Komponenten

in ihrer chemisch-physikalischen Natur, also auch bezüglich ihrer Dehnungskoeffizienten so ungleich, durch eine Wärmeenergie getroffen, so muss notwendig als Wirkung dieser Ursache eine Änderung der Zellenstruktur und Zellenfunktion angenommen werden. In dieser geänderten Zellenfunktion, in dieser „neuen“ Energie liegt uns aber eben die transformierte „Wärmeenergie“ vor. Wir meinen kaum näher auf diese Frage eingehen zu brauchen und möchten nur im allgemeinen hervorheben, was angesichts der strukturellen und funktionellen Heterogeneität der Organismen selbstverständlich ist, dass jede Energie, gleich ob sie einen Warm- oder Kaltblüter trifft, in ihm verschiedenerlei Transformationen unterliegen muss. Bezüglich der Kaltblüter ergibt sich dies zweifellos unter anderem aus denjenigen Versuchen, wo auf Schmetterlingspuppen oder Käferlarven mittels Hitze oder Kälte gewirkt wurde, wobei man auf diesem Wege eine Änderung der Flügel- und Körperfärbung, eine Herabsetzung oder Steigerung der Körpergrösse erzielte. Alle diese Änderungen setzen notwendig eine Energietransformation voraus, ohne welche Annahme sie nicht zu verstehen sind. Wir sehen nun, dass manche von aussen zuströmende Energien, z. B. die Wärmeenergie, sich in manchen Organismen, z. B. im Körper der Kaltblüter einerseits originell (untransformiert), andererseits transformiert fortpflanzt, so dass die Möglichkeit vorliegt, dass sie auf die Geschlechtszellen entweder in ihrer originellen, oder in ihrer transformierten, oder in beiden Formen zugleich einwirkt und sie verändert. Für den zweiten und dritten Fall wird wohl jedermann eine somatische Induktion annehmen. Wie würde aber der erste aufzufassen sein?

Eine Antwort darauf werden wir in Anlehnung an die Auseinandersetzungen Semons finden. Semon bezeichnet diejenigen Energien, die sich untransformiert im Organismus fortpflanzen, als elementare Energien, darunter sind diejenigen Energien zu verstehen, „die wir aus der Physik und Chemie kennen“, wie mechanische, thermische, elektrische, strahlende, chemische Energie. Diesen elementaren Energien sind die transformierten Energien, nach Semon, gegenüber zu stellen, d. h. Energien, die im Organismus Erregungen oder Erregungsvorgänge auslösen und deswegen seinerseits Erregungsenergien genannt werden. Auf diese Unterscheidung gründet Semon sein Kriterium, nach

welchem jeder konkrete Fall bezüglich der somatischen Induktion zu beurteilen ist. Von einer somatischen Induktion kann nämlich, nach Semon, nur dort gesprochen werden, wo es bewiesen ist, dass die Änderung der Keimzellen durch eine Erregungsenergie bewirkt wurde. Nun was erfahren wir bei Semon näheres über den Begriff Erregungsenergie: „Über die Form oder die Formen der Energie, die den Erregungsvorgang bedingen, ist es zurzeit unmöglich, bestimmte Aussagen zu machen. Manche Autoren glauben, dass es sich dabei wesentlich um chemische Energie handelt. Andere ziehen es vor, vorläufig einen summarischen Ausdruck für diese bisher nicht mit Sicherheit bestimmte Energieform zu gebrauchen und sprechen von physiologischer Energie . . . wobei sie allerdings die Wahrscheinlichkeit betonen, dass eine Zurückführung . . . dieser Energieform auf die anderen durch Physik und Chemie genauer bekannte Energien . . . die ich . . . als elementare Energien bezeichnen will, möglich sein wird. Wir lassen diese Frage auf sich beruhen und sprechen einfach von . . . Erregungsenergie, die . . . im Organismus . . . sich ausserordentlich verschiedenartig manifestieren kann“ (Reizbegriff S. 186). Ähnlich äussert sich auch Semon in seinem „Problem“ S. 95: ... . . . wahrscheinlich wird man im Laufe der Zeit dahin gelangen, sie (d. i. die Erregungsenergie) auf elementar-energetische Vorgänge zurückzuführen. So lange wir aber noch nicht so weit sind, empfiehlt es sich . . . eine besondere Benennung in Anwendung zu bringen. Wir können sie als Erregungsenergie bezeichnen . . .“ In dieser Aussage Semons möchten wir zwei Momente hervorheben: Erstens, dass die Erregungsenergie zurzeit etwas Unbekanntes und Unbestimmtes ist und zweitens, dass es allerdings wahrscheinlich ist, dass eine Zurückführung dieser Energieform auf elementare Energien möglich sein wird; nur sind wir noch nicht so weit fortgeschritten. Daraus ergibt sich, dass das Kriterium, nach welchem die Tatsachen bezüglich der somatischen Induktion zu beurteilen sind, unsicher ist; denn es fusst auf einem unbestimmten Begriffe, diesem der Erregungsenergie. Dieses Kriterium löst dabei aber unsere Frage auch nur provisorisch; denn es wäre vielleicht zu wenig gesagt, wenn man nur die Wahrscheinlichkeit einer Zurückführung der Erregungsenergie auf elementare Energien zugeben würde. Jedermann, für welchen die Lebensvorgänge nicht ausserhalb von

Physik und Chemie liegen, ist schon heute vollkommen davon überzeugt, dass uns in der Erregungsenergie eine „physikalisch-chemisch nicht hinreichend erforschte Energieform" (Semon), also auch eine elementare Energie vorliegt; so, dass die Unterscheidung, ob in einer gegebenen Tatsache somatische Induktion stattfindet oder nicht, nur auf unserer derzeitigen Unkenntnis beruht.

Und doch würde vielleicht ein Weg zu finden sein, der uns ermöglichen würde, über das Unbestimmte, welches sich aus der Unterscheidung der Erregungs- und elementaren Energien ergibt, hinwegzukommen. Am Anfange dieses Kapitels wurde gesagt, dass wir unter somatischer Induktion irgend eine Beeinflussung der Geschlechtszellen durch das Soma verstehen. Eine Beeinflussung der Geschlechtszellen durch das Soma können wir uns nur so denken, dass bestimmte Zustände der Geschlechtszellen durch bestimmte Zustände des Somas verursacht werden. Jede Energie, die von aussen den Organismus trifft, ändert den früheren Zustand seines Somas, und wenn diese Änderung des Somas eine Änderung in den Geschlechtszellen hervorruft, so entspricht dies unserem Begriffe der somatischen Induktion, es liegt hier eine Beeinflussung der Geschlechtszellen seitens des Somas vor. Soll durch ein Experiment das Bestehen einer somatischen Induktion bewiesen sein, so muss sich aus ihm zweifellos ergeben, dass die Änderung der Geschlechtszellen durch eine von aussen, auf dem Wege des Somas, zuströmende Energie, nicht unmittelbar, aber durch somatische Energieleitung bewirkt wurde, wobei es Nebensache ist, ob elementare oder Erregungsenergien geleitet werden, denn jede somatische Energieleitung bedeutet eben dasselbe, was Änderung des Somas. Beide Bezeichnungen entsprechen ein und demselben Begriffe. Somatische Energieleitung ist ohne Änderung des Somas nicht zu denken.

In der Praxis können wir uns von der Änderung der Geschlechtszellen auf zweierlei Weise überzeugen: Wir untersuchen entweder direkt die Geschlechtszellen und stellen an ihnen eine Änderung fest; diesen Weg ist in seinen Versuchen Schiller (1912) gegangen, indem er an den Urgeschlechtszellen der Kaulquappen, denen vorher die Schwanzspitze verbrannt wurde, morphologische Veränderungen wahrgenommen hat, oder wir schlagen einen weiteren Weg ein und untersuchen die Nachkommen der

Elternindividuen, deren Milieu zu einer gewissen Zeit durch das Hinzufügen einer neuen Energie geändert wurde, vorausgesetzt, dass die Entwicklung dieser Nachkommengeneration, vom Anfange an, im alten, unveränderten Milieu stattgefunden hat. Für den ersten Fall kann nur dann eine somatische Induktion angenommen werden, wenn der Beweis erbracht ist, dass die Änderung der Geschlechtszellen durch somatische Energieleitung verursacht wurde; für den zweiten Fall, wenn die Änderung der Nachkommengeneration auf eine Änderung ihrer Ausgangs-Geschlechtszellen zurückzuführen ist, die durch dieselbe Energieleitung bewirkt wurde. Lässt uns der erste, kürzere Weg im Stich, so beweist das noch kein Ausbleiben der somatischen Induktion, denn unsere Untersuchungsmethoden sind beschränkt und das meiste, was am entwickelten Organismus wahrzunehmen ist, lässt sich an der Geschlechtszelle nicht feststellen. In so einem Falle kann uns dann der weitere Weg zum Ziele führen, erreichen wir es aber auch auf diesem Wege nicht, so schliesst dies ebenfalls eine somatische Induktion nicht aus, indem mit der Möglichkeit zu rechnen ist, dass die Änderung der Nachkommengeneration sich nicht manifestiert hat und nur latent vorhanden ist. In die theoretische Verwertung der Tatsachen, die sich auf das Problem der somatischen Induktion beziehen, greift also auch die Theorie von den latenten Potenzen ein.

Angesichts dessen können wir ein sicheres Urteil nur dort abgeben, wo uns manifeste, wahrnehmbare Änderungen der Geschlechtszellen oder der ihnen entstammenden Nachkommengeneration vorliegen und sagen, dass wenn diese manifesten Änderungen durch somatische Energieleitung bewirkt wurden, sie das Bestehen einer somatischen Induktion zureichend beweisen. Solche Beweise ergeben sich aus einigen Tatsachen, die Semon ausführlich in seinem Werke (Problem . . . 9. Kapitel 1912) besprochen hat. Wir möchten hier nur bemerken, dass, wenn Lang und Plate (Vererbungslehre 1913) für die Tatsachen, die sich aus den Versuchen Standfuss' (1899) an Vanessa urticae, Fischers (1901) an Arctia caja und (1911) Vanessa urticae, Towers (1906) an Leptinotarsa decemlineata, u. a., die auch an Insekten angestellt wurden, keine somatische, sondern eine parallele oder direkte Induktion annehmen, sie für ihre Annahme, wie uns scheint, des Beweises entbehren, dass in all diesen Fällen

die Änderung der Geschlechtszellen nicht durch somatische Energieleitung bewirkt wurde. Plate gibt auch in einem anderen Werke (Selektionsprinzip) zu, dass die Versuche Towers vielleicht eine somatische Induktion nicht vollkommen ausschliessen, indem er sagt: „Dabei ist mit der Möglichkeit zu rechnen, dass eine somatische Determinante durch einen Reiz verändert wird und diese Veränderung auf die Keimzellen überträgt, ohne dass sie imstande wäre, sofort mit einer äusserlich sichtbaren Reaktion auf den Reiz zu antworten, sei es, dass das zugehörige Zellplasma schon zu alt, um überhaupt noch Neubildungen hervorzurufen ... Es ist demnach denkbar, dass die Epidermis eines Käfers von einem Temperaturreiz getroffen wird und die Reizwirkung erst in der nächsten Generation sich äussert, weil der Chitinpanzer nicht mehr umbildungsfähig war". Doch dies sind alles Vermutungen, richtig und ausschlaggebend ist dagegen für unsere Frage der Umstand, dass es Tatsachen gibt, die das Bestehen einer somatischen Induktion beweisen, worin ich vollkommen mit Semon übereinstimme, obwohl unsere theoretischen Fassungen des Begriffes somatische Induktion gewisse, vorher näher angedeutete Differenzen aufweisen.

4. Die Begriffe „direkte" und „parallele" Induktion.

Der Begriff direkte Induktion ist sozusagen ein Gegenstück des Begriffes somatische Induktion. Bei der somatischen Induktion, die durch ektogene Energien ausgelöst wird, wirkt das Soma als Energieleiter, die Energie trifft die Geschlechtszellen indirekt und wird durch das Soma den Geschlechtszellen zugeführt, bei der direkten Induktion beeinflusst dagegen die Energie die Geschlechtszellen direkt, unmittelbar, eine Somavermittlung ist diesem Begriffe fremd. Soll eine direkte Induktion der Geschlechtszellen stattfinden können, so muss vor allem eine Bedingung erfüllt sein: die in Betracht kommende Energie muss einen unmittelbaren Zutritt zu den Geschlechtszellen haben. Die Geschlechtszellen müssen also entweder so im Organismus gelegen sein, dass die erwähnte Bedingung eingehalten ist, oder sie müssen sich, wie abgelegte Eizellen und ausgeschiedene Spermatozoen, ausserhalb des Organismus befinden und von ihm isoliert sein.

Die Geschlechtszellen liegen bekannterweise bei den meisten Organismen im Inneren des Somas und werden durch diese somatische Hülle mehr oder weniger genau von der Umwelt abgegrenzt. In all diesen Fällen trifft das Experiment, welches eine direkte Induktion beweisen soll, auf gewisse Schwierigkeiten, die seine Exaktheit mehr oder weniger herabsetzen. Wir können uns zwar den Versuch so einrichten, dass wir mittels eines Instrumentes durch den Somamantel direkt an die Geschlechtszellen herankommen oder durch einen Schnitt die Geschlechtszellen freilegen, so dass die betreffende Energie dann einen unmittelbaren Zutritt zu den Geschlechtszellen hat. Würden wir uns aber damit begnügen und in einer eventuellen Änderung der Geschlechtszellen den Beweis für das Bestehen einer direkten Induktion erblicken, so würden wir in unserem Schlusse etwas voreilig und unkritisch sein. Denn neben der Möglichkeit einer direkten Induktion, wird durch solche Versuche die Möglichkeit einer somatischen Induktion nicht ausgeschlossen, indem es auch so sein kann, dass die Änderung der Geschlechtszellen ganz oder teilweise durch die Beeinflussung des verwundeten und geänderten Somas verursucht wurde. Sollen also solche Versuche Beweise für eine direkte Induktion abgeben, so muss durch Kontrollversuche die zweite Möglichkeit ausgeschaltet sein.

Ein günstiges Material würde für Experimente, die eine direkte Induktion beweisen sollen, vielleicht in denjenigen Organismen vorliegen, wo die Geschlechtszellen an der Körperoberfläche Platz nehmen, wie das bei den Embryonen mancher Tiergruppen der Fall ist, wo also den zuströmenden Energien keine somatischen Elemente im Wege stehen. Eine solche Topographie weisen die Urgeschlechtszellen bei manchen Insekten-Embryonen (Musciden, Coleopteren — Donacia) auf, wo sie im sog. „Blastulastadium" den somatischen Zellen gegenüber, differenziert erscheinen und an der Oberfläche des Eies, am Eipole, der dem hinteren Ende der entwickelten Larve entspricht, gelegen sind. Oberflächlich ist nach den Angaben Häckers die Urgeschlechtsmutterzelle in den jungen Embryonen verschiedener Copepodenarten gelagert und auch bei den Nematoden (Ascaris) finden wir die grosse P 4 - Zelle, die der 4 d - Zelle der Anneliden, der Stammzelle der Urmesodermzellen dieser Tiere entspricht, an der Oberfläche des Embryos. Die Versuche an Ascariden-Embryonen

würden uns aber keine einwandfreien Erfolge bezüglich unserer Frage liefern können, denn es ist derzeit noch unsicher, ob die P 4-Zelle neben Geschlechtszellen auch noch nicht gewisse somatische Zellen liefert, so, dass eine Änderung dieser Zelle respektive ihrer Derivate nicht mit Sicherheit als eine Induktion nur der Geschlechtszellen zu deuten wäre. Dieselbe Bemerkung bezieht sich auf die oberflächlich gelegenen Urmesodermzellen der Anneliden-Embryonen, die bekannterweise neben Geschlechtszellen immer auch somatische Elemente produzieren. Die Urmesodermzellen der Mollusken kommen für unsere Frage gar nicht in Betracht, denn sie haben nach den Angaben Meisenheimers u. a. nichts Gemeinsames mit der Entwicklung der Geschlechtszellen. Angenommen aber, dass wir zu Versuchen Embryonen gebrauchen, bei denen an der Oberfläche wirklich echte Geschlechtszellen liegen, so muss noch im Auge behalten werden, dass bei Anwendung diffuser Energien (Temperatur, chemisch geändertes Wasser) eine eventuelle Änderung dieser Zellen nur dann das Bestehen einer direkten Geschlechtszellen-Induktion beweisen kann, wenn durch gewisse Kontrollversuche festgestellt ist, dass diese Änderung nicht ganz oder teilweise durch die angrenzenden somatischen Zellen, die auch denselben Energien ausgesetzt waren, verursacht wurde. Wir vermuten demnach, dass diese Betrachtungen uns zur Genüge davon überzeugen, wie schwierig es ist, ein günstiges Objekt zu finden und den Versuch so einzurichten, damit er für Geschlechtszellen, die im Verbande des Organismus verbleiben, eine direkte Induktion dieser Elemente beweisen könnte. Und doch meinte man für Geschlechtszellen, die sich eben im normalen Verbande des Organismus befanden, den Beweis einer direkten Induktion führen zu können, indem manche Versuche Towers, in diesem Sinne gedeutet und ausser Acht gelassen wurde, dass in ihnen der Beweis einer direkten Induktion vollkommen ausbleibt. Die direkte Induktion der Geschlechtszellen, sei es, dass sie oberflächlich oder ins Innere des Organismus zu liegen kommen, ist derzeit nur eine nicht auszuschliessende Möglichkeit, keine Tatsache.

Erheblich einfacher, aber auch exakter gestaltet sich der Versuch, wenn isolierte Geschlechtszellen, abgelegte Eier oder ausgeschiedene Spermatozoen in Betracht kommen. Für diesen Fall liegen uns zahlreiche Tatsachen vor, die eine direkte In-

duktion der Geschlechtszellen beweisen. Wir erinnern an die bekannten Versuche O. Hertwigs, der die Eier und Spermatozoen der Wirkung verschiedener Energien (Radiumbestrahlung, chemische Einwirkung mittels Methylenblau, Chloralhydrat und Strychnin) aussetzte und dadurch eine Änderung der Geschlechtszellen erzielte, die sich in der pathologischen Entwicklung der Embryonen manifestierte. Durch diese und andere ähnliche Versuche ist die direkte Induktion isolierter Geschlechtszellen bewiesen. In der pathologischen Entwicklung der Embryonen, die den direkt geänderten Geschlechtszellen entstammen, haben wir das Phänomen einer blastogenen Vererbung in seiner reinen Form vor uns, wobei die Versuchsanordnung im voraus jede somatische Induktion ausschliesst.

Und nun wenden wir uns dem Begriffe Parallelinduktion zu, worunter eine durch direkte Energieeinwirkung verursachte Änderung beider Hauptkomponenten des Organismus, sowohl der Geschlechtszellen wie auch des Somas, zu verstehen ist. Dieser Begriff ist bekannterweise unter dem Einflusse der wertvollen Versuche Towers entstanden, dem es gelungen ist, bei einer Käferspezies durch äussere Reize einerseits das Soma zu ändern und die Geschlechtszellen manifest intakt (vielleicht auch tatsächlich intakt) zu lassen, andererseits die Geschlechtszellen zu ändern, ohne dass an der Oberfläche des Somas sichtbare Änderungen verursacht wurden. Daraus wurde dann gefolgert, dass in denjenigen Fällen, wo durch äussere Reize sowohl das Soma wie auch die Geschlechtszellen geändert werden (die Versuche Fischers und Schröders), diese Änderungen unabhängig voneinander zustande kommen. Diese Deutung hat schon Semon (Problem 1912) einer erschöpfenden Kritik unterzogen und hervorgehoben, womit ich übereinstimme, dass es derzeit überhaupt noch keine Tatsache gibt, die das Bestehen einer Parallelinduktion beweisen könnte. In dieser Frage gehen die Meinungen noch stark auseinander und man bekommt viel öfters in der Literatur zu lesen, dass eine „Anzahl von Fällen“ vorliegt, „in denen eine Vererbung . . . mittels paralleler Induktion festgestellt wurde“, — aber nicht immer ist die allgemeiner anerkannte Deutung die richtige. Wir möchten allerdings nicht so weit gehen, um eine „physiologische Unmöglichkeit“ (Semon) für die Parallelinduktion behaupten zu können.

5. Die Beziehung der Begriffe „somatische Induktion“, „somatogene Vererbung“ und „Vererbung“ überhaupt.

Die gegenseitige Beziehung der Bezeichnungen somatische Induktion und somatogene Vererbung bedarf, unserer Ansicht nach, einer gewissen Klärung, denn einerseits werden sie durch manche Autoren so gebraucht, dass beim Leser der Anschein erweckt wird, es handele sich nur um zwei verschiedene Benennungen, die ein und demselben Begriffe entsprechen, andererseits werden oft bei demselben Autor beide Bezeichnungen einmal begrifflich identisch, das andere Mal begrifflich verschieden aufgefasst. Daraus erwächst für die theoretische Verwertung der Tatsachen Missdeutung und Missverständnis, die für die Zukunft vielleicht zu vermeiden wären, wenn die Begriffe eine strenge Fassung erhalten könnten.

Der Begriff der somatischen Induktion ist uns aus den früheren Kapiteln bekannt, er bedeutet irgendwelche Beeinflussung und Änderung der Geschlechtszellen durch das Soma. Der Begriff somatogene Vererbung wird vielerseits vom allgemeinen Begriffe Vererbung abgeleitet und auf diejenigen Fälle bezogen, die mit dem Phänomen der Vererbung, überhaupt, anscheinend gewisse gemeinsame Züge haben, nämlich die Ähnlichkeit oder die gleichsinnige Änderung der Eltern- und Nachkommengeneration. Wenn wir z. B. experimentell die Flügelfärbung eines Schmetterlingspaares ändern und bei ihren Nachkommen, die dem Originalreize nicht ausgesetzt waren, dieselbe oder wenigstens eine gleichsinnige Änderung beobachten, so nehmen wir richtig an, dass in den Geschlechtszellen durch das Soma eine gleiche oder gleichsinnige Änderung hervorgerufen wurde und bezeichnen dies als somatogene Vererbung, vorausgesetzt, dass keine Parallelinduktion im Spiele war. Würde es uns aber gelingen, bei einem Elternpaare eine Änderung durch einen bestimmten Eingriff zu verursachen, und würden wir bei ihren Nachkommen, wenn die erwähnten Vorsichtsmassregeln eingehalten und direkte Induktion der Geschlechtszellen ausgeschlossen ist, eine verschiedene Änderung wahrnehmen, so würden wir dies nicht mehr als somatogene Vererbung, sondern nur als somatische Induktion bezeichnen, die sich in diesem Falle mit der blastogenen Vererbung kombiniert hat. Die gleiche oder gleichsinnige Änderung der Geschlechtszellen, von denen die Nachkommengeneration stammt, durch das

Elternsoma, ist also ein wesentlicher Komponent des analysierten Begriffes.

Damit wäre aber die Fassung dieses Begriffes noch ungenau: Es kann nämlich leicht vorkommen, dass die Änderung der Geschlechtszellen sich bei der Nachkommengeneration so manifestiert, dass sie mit der somatischen Änderung der Eltern gleich oder gleichsinnig ist, nicht aber durch diese letztere, sondern durch eine andere, verschiedene Änderung des Elternsomas, die im Innern des Organismus stattgefunden und der Aufmerksamkeit des Forschers entgangen ist, verursacht wurde, so dass die gleichen oder gleichsinnigen Änderungen des Eltern-Somas und der Geschlechtszellen keinen Kausalnexus aufweisen, sondern beide etwas drittes, nämlich eine andere verschiedene Änderung im Elternsoma zur gemeinsamen Ursache haben. In so einem Falle, vorausgesetzt, dass keine Parallelinduktion stattgefunden, würde eine somatische Induktion vorliegen, indem eine gewisse somatische Änderung „irgendeine“ Änderung in den Geschlechtszellen verursachte. Von einer somatogenen Vererbung könnte hier keine Rede sein, denn die Änderung der Geschlechtszellen manifestiert sich bei der Nachkommengeneration so, dass sie der Änderung des Elternsomas, die sie ausgelöst hat, nicht gleich und nicht gleichsinnig, sondern von ihr verschieden ist. Aus dieser Betrachtung ergibt sich der zweite wesentliche Komponent des analysierten Begriffes: Der Kausalnexus zwischen den gleichen oder gleichsinnigen Änderungen des Eltern-Somas und der Geschlechtszellen, denen die Nachkommengeneration entstammt. Es muss nämlich der Beweis erbracht werden, dass die Änderung der Geschlechtszellen nicht in irgendeiner, sondern in der gleichen oder gleichsinnigen Änderung des Elternsomas ihre Ursache hat.

Aus diesen Erwägungen ergibt sich, dass die Begriffe somatische Induktion und somatogene Vererbung weder identisch, noch sich ihrem Umfange nach gleich sind. Der Begriff somatische Induktion ist breiter, allgemeiner, er postuliert irgendeine Beeinflussung der Geschlechtszellen durch das Soma, der Begriff somatogene Vererbung ist enger, ihm entspricht nur eine gleiche oder gleichsinnige Beeinflussung der Geschlechtszellen durch das Soma, er bezieht sich auf Phänomene die als s p e z i e l l e Fälle der somatischen Induktion aufzufassen sind, er wird also durch den Begriff somatische Induktion umfasst und könnte auch

gut den Namen gleiche oder gleichsinnige somatische Induktion tragen.

Obwohl eine Reihe von Autoren beide Begriffe verwechselt und dieselbe Tatsache einmal als somatische Induktion, das andere Mal als somatogene Vererbung bezeichnet, finden wir in der Literatur auch Stimmen, die in der theoretischen Behandlung dieser Frage unserem Standpunkte nahe kommen. So lesen wir bei Lang folgendes: „Hat der Reiz, welcher am Soma z. B. eine streng lokalisierte und streng determinierte Eigenschaft neu geschaffen hat, die Erblichkeit . . . indirekt auf dem Umwege durch das Soma hervorgerufen, dadurch, dass die somatische Neubildung in irgendeiner Weise eine gleichsinnige Veränderung in den Anlagen der Gameten hervorrief, dass sich also gewissermassen das neue Merkmal in den Geschlechtszellen abbildete (Übertragungs- oder Abbildungstheorie)? Oder hat der Reiz direkt auf die Gameten eingewirkt? Im ersten Fall hätten wir es mit einer somatogenen Vererbung erworbener Eigenschaften zu tun, im letzteren Falle mit einer gametogenen oder blastogenen.“ Obwohl nun Lang den Begriff der somatogenen Vererbung mit demjenigen der somatischen Induktion nicht direkt vergleicht, fasst er den ersteren ähnlich wie wir auf, indem er für ihn eine gleichsinnige Veränderung der Gameten seitens der „streng determinierten“ somatischen Neubildung postuliert. Viel Eingehendes und Wertvolles bezüglich unserer Frage finden wir dann hauptsächlich bei Roux; ich führe deshalb die betreffenden Stellen an: „Unter Vererbung „somatogener“ „vom Soma erworbener“ . . . Variationen ist zu verstehen die Übertragung der durch irgendwelche . . . . Einwirkung . . . im Soma entstandenen Veränderung . . . auf die Nachkommen.“ „Dazu ist nötig,“ erläutert weiter Roux, „dass jede vererbungsfähige neue Eigenschaft . . . des Somas auf das generative Keimplasma übertragen, sekundär zu einer Eigenschaft des Keimplasmas, also zu einer blastogenen Eigenschaft werde . . . .“ In diesem ganzen „Übertragungsvorgange“, mit unseren Worten gesagt, in dieser Beeinflussung der Geschlechtszellen seitens des Somas, unterscheidet er drei Einzelvorgänge, nämlich die Translatio herediteria, die Implikation oder blastoide Metamorphose und die blastogene Insertion. Ohne eingehender über diese drei Begriffe zu handeln, möchten wir den Worten Roux dies entnehmen, was für unsere Frage wesentlich ist, nämlich die Forderung eines

Kausalnexus, wenn die gleichsinnige Änderung des Somas und der Geschlechtszellen dem Begriffe einer somatogenen Vererbung entsprechen soll. Als interessant für unsere Frage ist auch folgendes aus Roux anzuführen: „Dass also sehr innige . . . Beziehungen zwischen Stellen des Somas und des Keims stattfinden, ist sicher. Diese Beziehungen sind allerdings ganz andere, als die zur Vererbung somatischer Veränderung geeigneten . . .“ Den Sinn dieser Worte möchten wir so verstehen, dass Roux das Bestehen der somatischen Induktion als durch Tatsachen bewiesen erachtet und den Begriff dieser Induktion nicht mit dem Begriffe somatogene Vererbung identifiziert.

Ähnlich, wie bei der Besprechung des Begriffes somatische Induktion, muss auch hier bemerkt werden, dass das Negative keinen Beweis für das Nichtvorhandensein einer somatogenen Vererbung erbringt, indem immer die Möglichkeit nicht auszuschliessen ist, dass, obwohl die Translatio herediteria, die Implikation und die Insertion „einer Eigenschaft“ in den Geschlechtszellen wirklich stattgefunden, letztere bei den Nachkommen nur latent vorhanden und nicht wahrzunehmen ist. Auf diese Weise, kritisch, müssen wir das Negative überhaupt bei allen Vererbungsfragen beurteilen und als Sicheres, (unter Einhaltung aller experimentellen Vorsichtsmassregeln und vor allem unter Ausschluss des Originalreizes) nur das Manifeste oder Positive ansehen.

Bezüglich der Versuchsanordnung müssen zwischen den Experimenten, die eine somatische Induktion, und denen, die eine somatogene Vererbung beweisen sollen, gewisse Differenzen herrschen. Die wichtigste ergibt sich aus dem Nachweis eines Kausalnexus, nicht zwischen zweien beliebigen Änderungen des Somas und der Geschlechtszellen, sondern zwischen zwei gleichen oder gleichsinnigen. Nun können wir bei Feststellung der somatischen Induktion auch diesen Weg gehen, dass wir direkt die Geschlechtszellen dem Organismus entnehmen und untersuchen (Schiller), während bei dem Nachweise einer somatogenen Vererbung immer die Nachkommenschaft geprüft werden muss, denn an den Geschlechtszellen wird eine gleiche oder gleichsinnige Änderung nicht wahrzunehmen sein; diese Änderung muss sich erst beim erwachsenen Individuum manifestieren. Wir erkennen also die somatogene Vererbung nur durch Kombination mit der blastogenen Vererbung.

Nachdem uns nun jetzt der Begriff somatogene Vererbung in seiner Beziehung zur somatischen Induktion bekannt ist, wäre die Frage zu beantworten, ob es Tatsachen gibt, die das Bestehen einer somatogenen Vererbung beweisen. In der Literatur liegen uns bekannterweise mehrere Versuche vor, in denen eine gleiche oder gleichsinnige Änderung der Eltern- und Nachkommengeneration erzielt wurde wie z. B. der Versuch Fischers an Arctia, Schröders an Abraxas, Kammerers an Salamandra u. a. Bezüglich der genannten Versuche an Insekten ist zu bemerken, dass obwohl für sie eine Parallelinduktion keineswegs bewiesen ist, doch die Möglichkeit ihres Bestehens nicht einwandfrei abgewiesen werden kann. Denn das Trachealsystem dieser Tiere, welches sämtliche Organe umspinnt und durchdringt und feine Verästelungen in die Gonadenwand entsendet, ist imstande, diffuse Reize, die eben bei den erwähnten Versuchen in Anwendung kamen (Wärme, Kälte), bis in die Geschlechtsdrüse überzuleiten, so dass eine direkte Beeinflussung der Geschlechtszellen möglich wird. Diese Versuche können also, trotz der gleichsinnigen Änderung beider Generationen, nicht als Beweise für eine somatogene Vererbung gelten. Ihnen haftet aber noch, wie auch den Versuchen Kammerers an Salamandra und Pictets an Ocneria (Nahrungsreize), für die mir eine somatische Induktion bewiesen scheint, noch der Mangel an, dass es gar nicht feststeht, ob zwischen den gleichsinnigen Änderungen der Eltern und Nachkommen ein Kausalnexus herrscht, so dass die Möglichkeit nicht abzulehnen ist, dass die gleichsinnigen Änderungen beider oder mehrerer folgender Generationen eine gemeinsame Ursache in irgendeiner unbekannten, verschiedenen Änderung des Elternsomas haben. Ich komme demnach, um auf andere Versuche nicht einzugehen, auf Grund meiner Literaturkenntnis zum Schlusse, dass es derzeit überhaupt keine Tatsachen gibt, die als Beweise einer somatogenen Vererbung gelten könnten. Dieser spezielle Fall der somatischen Induktion kann trotzdem als Möglichkeit vorhanden sein, während die somatische Induktion überhaupt durch Tatsachen schon derzeit bewiesen ist. Es wäre demnach vorsichtiger, statt die Bezeichnung somatogene Vererbung zu gebrauchen, eher von somatischer Induktion zu sprechen.

Dies scheint mir auch aus anderen Gründen angezeigt zu sein, nämlich aus dem Verhältnis der Begriffe somatogene Ver-

erbung und Vererbung überhaupt. Gewöhnlich wird, bekannterweise, von zweierlei Vererbung gesprochen, von somatogener und blastogener Vererbung, und die Ähnlichkeit beider Bezeichnungen, denen beiden das Wort Vererbung gemein ist, erweckt den Anschein, als ob es sich um zwei Unterbegriffe handele, die durch den allgemeineren Begriff Vererbung umfasst werden. Wir erinnern nur daran, dass unter Vererbung die Fähigkeit des Organismus zu verstehen ist, aus einer Zelle, nämlich aus einer Eizelle, nach oder ohne vorangehender Befruchtung, einen Nachkommen-Organismus zu entwickeln, welcher in seinem Baue und seinen Funktionen dem Elter-Organismus mehr oder weniger ähnlich ist. Es handelt sich hier also um ein Phänomen, welches sich nicht im Bereiche einer Generation abspielt, sondern um einen Vorgang, der wenigstens zwei Generationen betrifft. Wenn wir dies im Auge behalten, so ist es klar, dass der Begriff somatogene Vererbung, so wie er früher unsererseits aufgefasst wurde, nicht ein Unterbegriff des allgemeineren Begriffes Vererbung sein kann. Denn er bedeutet eine gleichsinnige oder gleiche somatische Induktion, also einen Vorgang, der sich zwischen dem Soma und den Geschlechtszellen ein und desselben Individuums, also im Bereiche nur einer Generation, abspielt. Ihm fehlt demnach das, was für den Begriff Vererbung vor allem charakteristisch ist, die genetische Beziehung zweier Generationen. Gegen diese Auffassung könnte vielleicht eingewendet werden, dass der Begriff somatogene Vererbung anders zu formulieren ist, so wie er mancherseits gebraucht wird, nämlich als Kombination der somatischen Induktion mit blastogener Vererbung. Durch dieses Vorgehen ist aber, wie uns scheint, nichts zu gewinnen, denn dann wird es wiederum unmöglich sein, den so formulierten Begriff der somatogenen Vererbung mit dem Begriffe der reinen blastogenen Vererbung als Unterbegriffe des allgemeineren Begriffes „Vererbung“ aufzufassen. Dem letzteren fehlt doch ein Begriffskomponent, die somatische Induktion. Um also zwischen diesen Begriffen Ordnung zu schaffen, ist unserer Ansicht nach nur ein Weg zu gehen, wir müssen an dem alten und allgemein anerkannten Begriffe Vererbung, welcher dasselbe, was blastogene Vererbung bedeutet, festhalten und prüfen, ob sich die später entstandenen Vererbungsbegriffe ihm einordnen lassen, oder nicht, wenn nicht, so sind sie als Vererbungsbegriffe abzulehnen. Soma-

togene Vererbung, in unserer Auffassung, heisst so viel, wie gleiche oder gleichsinnige somatische Induktion, es ist ein Begriff der eine genetische Beziehung zweier Generationen nicht ausdrückt, er ist also kein Vererbungsbegriff. Wenn wir die somatogene Vererbung als Kombination von gleicher oder gleichsinniger somatischer Induktion und blastogener Vererbung auffassen, so können wir diesen Begriff selbstverständlich nicht dem Begriffe Vererbung, gleichbedeutend mit blastogener Vererbung, einordnen, wir müssen ihn deshalb als Vererbungsbegriff auch ablehnen. Der Begriff der somatogenen Vererbung vermengt in der zweitgenannten Fassung zwei verschiedene Phänomene, die zwar zeitlich aufeinander folgen können, die aber begrifflich auseinanderzuhalten sind, wenn wir den Begriff Vererbung, gleichbedeutend mit blastogener Vererbung, aufrecht erhalten wollen. Für uns ist die Bezeichnung somatogene Vererbung unnötig, denn sie entspricht dem Begriffe der gleichsinnigen somatischen Induktion, der von dem Begriffe Vererbung vollkommen verschieden ist. Wenn also von Vererbung „erworbener Eigenschaften“ gesprochen wird, so ist darunter die blastogene Vererbung der blastogen erworbenen Eigenschaften zu verstehen, denn wenn eine Eigenschaft (besser Reaktionsfähigkeit) nur somatogen erworben ist, so kann sie sich nicht vererben. Die Vererbung der blastogen erworbenen Eigenschaften ist bekannterweise durch zahlreiche Tatsachen bewiesen.

Diese blastogene Erwerbung der Reaktionsfähigkeiten, die entweder durch direkte oder durch somatische Induktion zustande kommt und uns in ihren beiden Formen in Tatsachen vorliegt, wurde in dem zweiten Falle deswegen auch als Vererbung aufgefasst, weil man die Geschlechtszellen, die im Organismus liegen und seitens seines Soma beeinflusst werden, schon der Nachkommengeneration zurechnete und in dieser Beeinflussung, die gleich oder gleichsinnig sein kann, einen Vorgang erblickte, der sich zwischen zwei Generationen abspielt (erbliche Übertragung), somit dem Begriffe der Vererbung entspricht. Diese Auffassung ist gewissermassen berechtigt, denn aus den Geschlechtszellen der Eltern entwickelt sich die Nachkommengeneration, sie bilden bekannterweise das einheitliche Band, durch welches eine Reihe von Generationen zusammenhängt und ineinandergreift. Wenn aber Vererbung eine genetische Beziehung wenigstens zweier Generationen ausdrückt, so muss es für ein Phänomen, welches wir als Ver-

erbung auffassen, sicher sein, dass in ihm tatsächlich eine genetische Beziehung zweier Generationen vorhanden ist, denn würde es sich im Bereiche einer Generation (eines Individuums) abspielen, so würde es dem Begriffe Vererbung nicht entsprechen. Wir müssen uns also nach einer Grenze umsehen, die zwischen zwei Generationen zu setzen ist und ein Kriterium gewinnen, nach welchem in einem konkreten Falle zu beurteilen wäre, dass zwei genetisch verknüpfte Generationen vorliegen. Wir müssen dies tun, um den Begriff Vererbung aufrecht zu halten, im Gegenfalle würde er wertlos sein. Es scheint uns nun, dass die natürliche Grenze im Beginn der embryonalen Entwicklung des Nachkommenindividuums gegeben ist; vor der ersten Furchungsteilung der Eizelle sind die Geschlechtszellen überhaupt der Elterngeneration zuzurechnen. Diese Abgrenzung ist wichtig für die theoretische Verwertung der Tatsachen, die sich auf die Frage der Vererbung erworbener „Eigenschaften" beziehen. Wir erinnern daran, dass von der Vererbung einer erworbenen Eigenschaft oder Reaktionsfähigkeit nur dann gesprochen werden kann, wenn die Nachkommengeneration, bei Ausschluss des Originalreizes, vom Beginn ihrer embryonalen Entwicklung, eine gleiche oder gleichsinnige Änderung zeigt, wie die Eltern. Um die Vererbung als bewiesen anzusehen, genügt schon vollkommen eine, gleich oder gleichsinnig geänderte, unmittelbare Nachkommen- (Kinder-) Generation. Nun scheint dies manchen Autoren kein genügender Beweis zu sein. Plate stellt sich diesen Beweis anders vor: „Es genügt nicht, wenn das neue Merkmal nur in F_1 beobachtet ist, sondern es muss mindestens noch in F_2 nachgewiesen sein. Die F_1 hat ja als Keimzelle unter dem Einfluss des Originalreizes gestanden ... (Selektionsprinzip 1913, S. 440). Aus dieser Forderung geht unzweideutig hervor, dass Plate die Geschlechtszelle vor dem Beginn der Embryonalentwicklung nicht der Eltern-, sondern der Nachkommengeneration zurechnet. In dieser Fassung scheint mir diese Forderung die Exaktheit des Vererbungsbeweises nicht zu fördern. Es fehlt ihr nämlich die Abgrenzung der Generationen, ohne welche von Vererbung überhaupt nicht gesprochen werden kann. Wenn wir die Geschlechtszellen vor der Embryonalentwicklung der Nachkommengeneration zurechnen, dann würde die Feststellung einer Änderung in F_2 auch noch nicht eine Vererbung dieser Änderung beweisen, denn F_2 befindet sich als

Keimzelle in F_1 und F_1 war dem Originalreize, obwohl nur als Keimzelle, ausgesetzt. Davon kommt es auch, dass Plate in den Versuchen O. Hertwigs, der nach Radiumbestrahlung der Geschlechtszellen eine pathologische Entwicklung erzielte, kein Vererbungsphänomen erblickt, während wir sie als Beweise für die Vererbung einer blastogen, durch direkte Induktion erworbenen Eigenschaft anführten. Der Unterschied in der Deutung ergibt sich daraus, dass dem Beweise, wie ihn Plate für die Vererbung einer erworbenen Eigenschaft gefordert hat, die Abgrenzung der Generationen fehlt. Ohne diese Abgrenzung, mag sie auch etwas Künstliches an sich haben, ist der Begriff Vererbung nicht zu halten.

6. Zusammenfassende Übersicht.

1. Das Problem der Vererbung erworbener Reaktionsfähigkeiten (Eigenschaften) fusst auf zwei Voraussetzungen, die ein Unsicheres enthalten und sich nicht notwendig aus den Tatsachen ergeben: Auf der Voraussetzung, dass in den Organismen neue Reaktionsfähigkeiten auftreten und als solche zu erkennen sind und auf der Voraussetzung, dass die vielzelligen Organismen aus einem Soma und einem Blastos bestehen, so dass es möglich ist, zu entscheiden, ob das Erwerben einer neuen Reaktionsfähigkeit seitens der Geschlechtszellen auf dem Wege des Soma oder ohne Soma-Vermittlung zustande kommt.

2. Die Geschlechtszellen manifestieren die Erwerbung einer neuen Reaktionsfähigkeit durch irgend eine Änderung. Wenn diese Änderung durch Soma-Vermittlung stattfindet, so entspricht sie dem Begriffe somatische Induktion. Die somatische Induktion kann durch endogene oder durch ektogene Reize (Energien) verursacht werden. Jede Energie, die von aussen den Organismus trifft, muss in ihm transformiert werden, sich also in eine Erregungsenergie umwandeln. Wenn es feststeht, dass die von aussen kommende Energie die Geschlechtszellen nicht unmittelbar, sondern durch somatische Energieleitung getroffen hat, so ist das als somatische Induktion aufzufassen, wobei es Nebensache ist, ob elementare oder Erregungsenergien geleitet werden, denn jede somatische Energieleitung verursacht eine Änderung des Somas, die ihrerseits in den Geschlechtszellen eine Änderung hervorrufen

kann. Die somatische Induktion (sowohl die durch ektogene, wie auch die durch endogene Reize ausgelöste) ist durch Tatsachen bewiesen.

3. Dem Begriffe direkte Induktion entspricht jede Beeinflussung und Änderung der Geschlechtszellen bei vollkommenem Ausschluss der somatischen Energieleitung, sei es, dass die Geschlechtszellen sich im Verbande des Organismus befinden, oder von ihm getrennt sind. Die direkte Induktion ist ebenfalls durch Tatsachen bewiesen.

4. Dem Begriffe Parallelinduktion entspricht jede gleichzeitig bei einem Organismus stattfindende Änderung des Somas und des Blastos, wobei diese Änderungen in keinem ursachlichen Zusammenhange zu einander stehen. Die Parallelinduktion, obwohl sie als Möglichkeit nicht ausgeschlossen werden kann, ist derzeit durch keine Tatsache bewiesen.

5. Die somatogene Vererbung ist, in unserer Auffassung, mit gleicher oder gleichsinniger somatischer Induktion, die derzeit nur als Möglichkeit anzunehmen ist, gleichbedeutend. Da somatische Induktion einem Vorgange entspricht, der nur eine Generation betrifft, während der Vererbungsbegriff eine genetische Beziehung wenigstens zweier Generationen einschliesst, ist die somatogene Vererbung, in dieser Auffassung, als Vererbungsbegriff abzulehnen und statt dieser die Bezeichnung gleiche oder gleichsinnige somatische Induktion zu gebrauchen. Somatogene Vererbung als Kombination von gleicher oder gleichsinniger somatischer Induktion mit blastogener Vererbung aufgefasst, lässt sich dem Begriffe Vererbung, der mit blastogener Vererbung gleichbedeutend ist, nicht einordnen, muss also auch als Vererbungsbegriff abgelehnt werden, wenn der alte und allgemein anerkannte Begriff Vererbung aufrecht erhalten werden soll. Es gibt also nur einerlei Vererbung, nämlich die blastogene, so dass, wenn von Vererbung erworbener Eigenschaften (Reaktionsfähigkeiten) gesprochen wird, die erworbenen Eigenschaften als blastogen erworben und blastogen vererbt zu verstehen sind.

6. Die Vererbung einer erworbenen Änderung (Eigenschaft oder Reaktionsfähigkeit) ist als bewiesen zu erachten, wenn man sie nur bei einer, nämlich bei der unmittelbaren Nachkommen- (Kinder-) Generation feststellt, vorausgesetzt, dass diese vom Anfange ihrer Embryonalentwicklung dem Originalreize, der auf

die Elterngeneration gewirkt hat, entzogen war und sich in demselben Milieu befand, in welchem die Elterngeneration vor dem Eingreifen des Originalreizes gelebt hat. Eine Untersuchung der folgenden (F_2, F_3 usw.) Generationen ist für die genannte Beweisführung unnötig. Die Vererbung erworbener Eigenschaften ist durch zahlreiche Tatsachen bewiesen.

Lemberg, im März 1916.

Nachtrag.

Nachdem mein Manuskript schon abgeschlossen war, wurde mir das neuerdings erschienene Werk O. Hertwigs unter dem Titel „Das Werden der Organismen“ bekannt. Die Lektüre dieses Werkes, dessen 12. und 13. Kapitel der in dem vorangehenden Aufsatze behandelten Frage gewidmet ist, ergab mit meinen Anschauungen und theoretischen Erörterungen viel Übereinstimmendes, weswegen ich eben in den folgenden Zeilen auf die wichtigeren gemeinsamen Züge hinweisen und sie als Stütze für die Richtigkeit meiner Auseinandersetzungen anführen will.

1. Seinen Experimenten, in denen nach physikalischer oder chemischer Beschädigung der männlichen oder weiblichen Geschlechtszellen, oder beider zugleich, pathologische Entwicklung erzielt wurde, hatte Hertwig den Wert von Tatsachen beigemessen, in welchen der Beweis für die Vererbung blastogen, auf dem Wege direkter Induktion erworbener Eigenschaften vorliegt. Dieser Deutung ist hernach Plate entgegengetreten und erklärt (Selektionsprinzip 1913), dass „der einfachste Fall einer Vererbung einer erworbenen Eigenschaft (nicht) vor (liegt), wenn Froscheier mit Radium bestrahlt werden und dann alle möglichen pathologischen Bildungen erzeugen. Hierbei — fährt Plate fort — handelt es sich überhaupt nicht um Vererbung, denn diese setzt mindestens zwei Generationen voraus.“ Bezüglich der theoretischen Verwertung dieser Experimente haben wir uns in unserem Aufsatze der Hertwigschen Ansicht angeschlossen und darauf hingewiesen, dass es notwendig ist, ein einheitliches Kriterium zu schaffen, nach welchem alle Fälle, die für die Vererbungsfrage in Betracht kommen darauf zu prüfen sind, ob in ihnen zwei genetisch zusammenhängende Generationen oder nur eine im Spiele ist. Bei seiner früheren Deutung bleibt Hertwig nun auch in

dem neuerdings veröffentlichten Werke, wo folgendes zu lesen ist (S. 594): „Da man jetzt allgemein eine dauerhafte idioplasmatische oder genotypische Veränderung der Keimzellen als eine Mutation bezeichnet, ist jeder durch Beobachtung gefundene oder durch Experiment hervorgerufene Fall einer solchen, wenn sie auf die nächste Generation übertragen wird, auch ein Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Daher kann auch kein logisches Bedenken dagegen erhoben werden, die Übertragung der Radiumwirkung auf das Ei durch den zur Befruchtung verwandten Samen, mag er noch in der Keimdrüse des lebenden Tieres oder nach seiner Entleerung bestrahlt worden sein, als eine Vererbung einer erworbenen Anlage zu bezeichnen."

2. In unserem Aufsatze haben wir darauf hingewiesen, dass die somatogene Vererbung erworbener Eigenschaften kein besonderes Vererbungsphänomen ist, denn was in ihr dem Vererbungsbegriffe entspricht, das ist eben blastogene Vererbung erworbener Eigenschaften und was sie von der blastogenen Vererbung unterscheidet, nämlich die Beeinflussung der Geschlechtszellen durch das Soma, das kann dem Vererbungsbegriffe nicht eingeordnet werden, denn dies ist ein Phänomen, welches sich im Bereiche ein und desselben Individuums, also auch im Bereiche ein und derselben Generation abspielt, während ein Vererbungsphänomen wenigstens zwei Generationen voraussetzt. Eine ganz ähnliche Äusserung finden wir auch bei Hertwig (S. 593), anlässlich seiner die Anschauungen Weismanns und Plates betreffenden Kritik: „Beide (d. i. Weismann und Plate) haben die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften .... in ihrer Weise dadurch eingeschränkt und verklausuliert, dass sie dieselbe mit der Frage nach der Übertragung somatischer Veränderungen verquickt haben. Beides sind aber ganz getrennte Fragen, von denen die erste, die Vererbung erworbener Anlagen, die allgemeinere ist, die zweite nur einen strittigen oder besonders zu erklärenden Spezialfall darstellt".

3. Bezüglich der Frage, wie eine Tatsache aussehen soll, damit ihr der Wert eines Beweises für die Vererbung einer erworbenen „Eigenschaft" zukomme, wurde gesagt, anlässlich der Forderungen Plates, der das Auftreten der erworbenen Eigenschaft auch in der Enkelgeneration, erst als zureichend für die Beimessung einer Tatsache des genannten Wertes ansieht, dass

wenn auch nur die Kindergeneration bei Ausschluss des Originalreizes, die seitens der Eltern erworbene „Eigenschaft" manifestiert, darin ein genügender Beweis für die Vererbung dieser „Eigenschaft" vorliegt. Diesen Standpunkt teilt nun auch Hertwig folgenderweise: „. . . . jeder durch Beobachtung gefundene oder durch Experiment hervorgerufene Fall einer (Mutation), wenn sie auf die nächste Generation übertragen wird, (ist) auch ein Beweis für die Vererbung erworbener Eigenschaften." Für Hertwig ist der Beweis einer Vererbung schon zureichend erbracht, wenn nur die nächste, also die Kindergeneration, die erworbene „Eigenschaft" manifestiert.

4. Bezüglich des Verhaltens der Energien, die von aussen als Reize den Organismus treffen und sich in ihm fortpflanzen, haben wir darauf hingewiesen, dass jede Energie, die von aussen dem Organismus zugeführt wird, sich in ihm transformieren und in Erregungsenergien (Semon) umwandeln muss. Angesichts dessen konnten wir auch den Experimenten Fischers, Towers und Schröders nicht den Wert eines Beweises für das Bestehen einer parallelen oder direkten Induktion beimessen. Ähnliches lesen wir auch bei Hertwig (S. 602—603) anlässlich der Beurteilung der genannten Versuche: „Die verschiedenen in den Experimenten benutzten Umweltfaktoren (Kälte, Wärme, Feuchtigkeit usw.) haben nicht direkt auf einzelne Körperstellen, sondern auf den ganzen Lebensprozess der . . . Versuchsobjekte, namentlich auf ihren Stoffwechsel und ihre ganze Konstitution eingewirkt." „Nach unserer Darstellung schiebt sich eben zwischen die Reizursache und den Reizerfolg die ganze Maschinerie des Organismus mit ihrem unendlich verwickelten Kräftespiel."

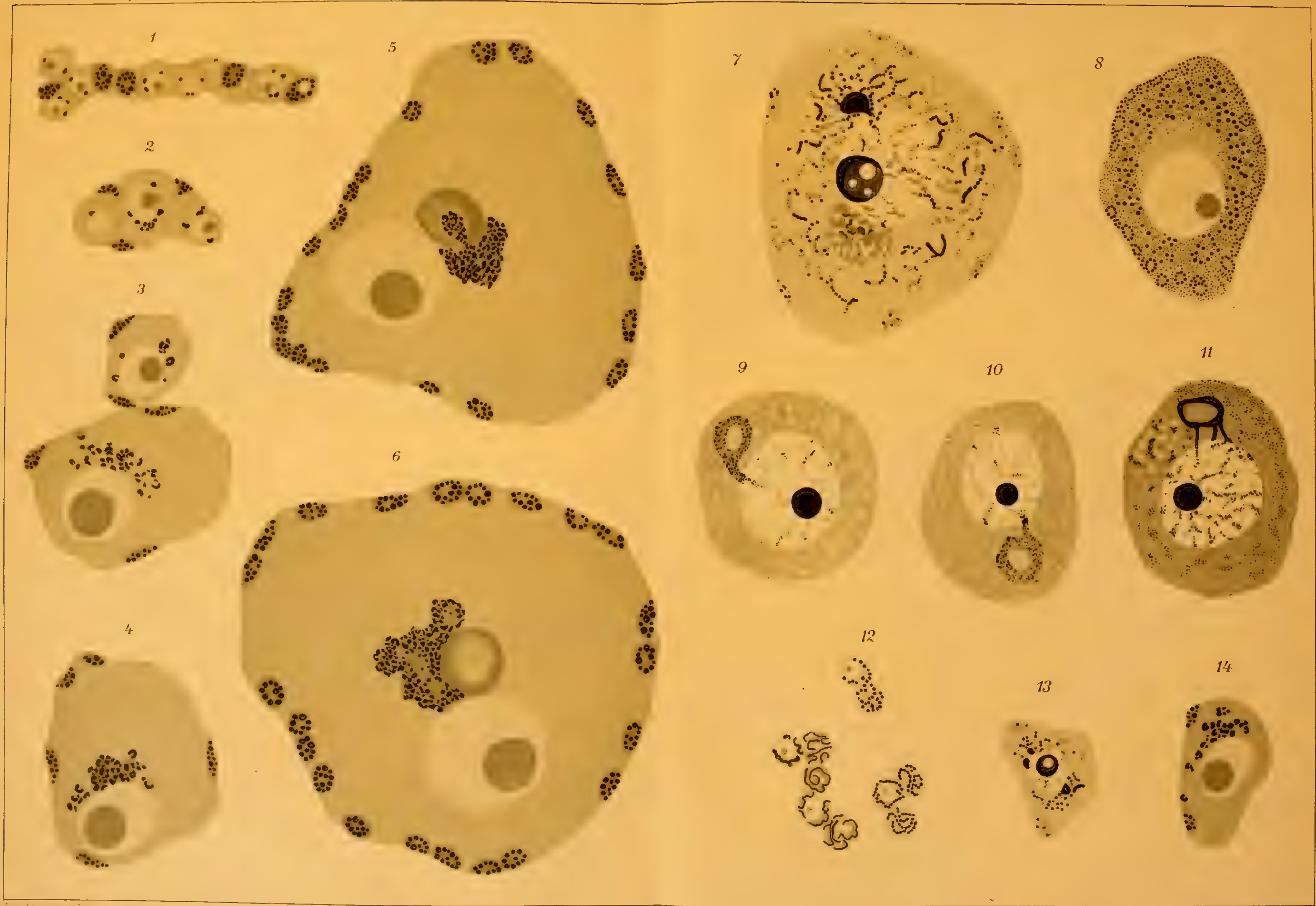
Zuletzt möchten wir noch darauf hinweisen, „dass, um einen festen wissenschaftlichen Standpunkt zu gewinnen," ist nach Hertwig „der unrichtige Ausdruck ‚Vererbung erworbener Eigenschaften' zu verbessern". Denn es werden durch die Keimzellen nicht Eigenschaften des ausgebildeten Organismus, sondern Anlagen vererbt". Daher muss in wissenschaftlicher Fassung das Problem nicht lauten: „Vererbung erworbener Eigenschaften", sondern „Vererbung erworbener Anlagen" (S. 578—579).

—

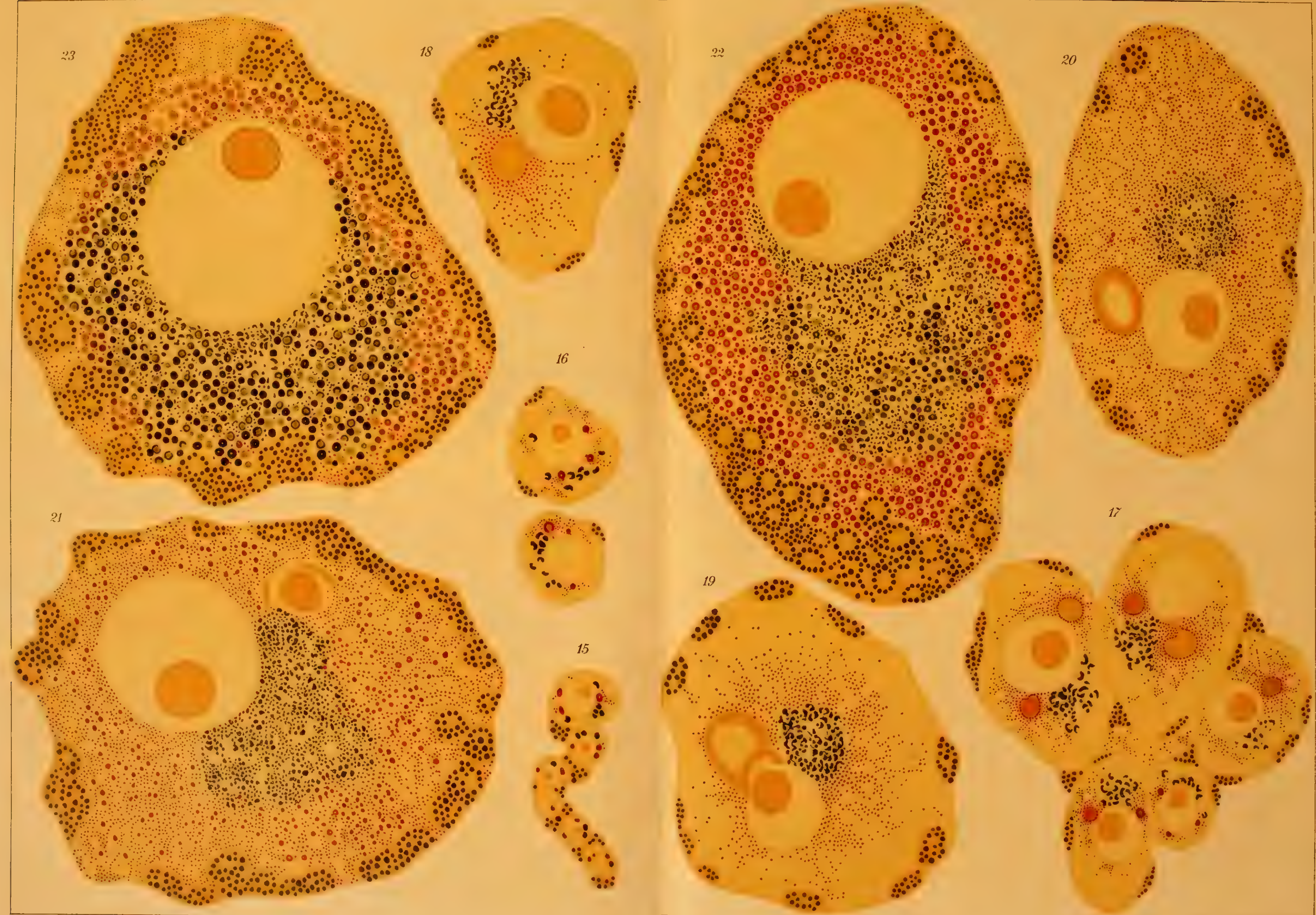
7. Verzeichnis der angeführten Literatur.

1. Boveri, Th.: Über die Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anat. Anz., Bd. 2, 1887.
2. Derselbe: Referat: Befruchtung. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 1, 1892.
3. Derselbe: Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift f. Kupffer. Jena, 1899.
4. Braem, F.: Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen. Biologisches Zentralblatt, Bd. 30, 1910.
5. Child: The Development of Germ-Cells from differentiated somatic cells in Moniezia. Anat. Anz., Bd. 29, 1906.
6. Driesch, H.: Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 10, 1900.
7. Derselbe: Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinidenkeimes. Anat. Anz., Bd. 8, 1893.
8. Derselbe: Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig, 1894.
9. Fischer, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgem. Zeitschrift f. Entomologie, Bd. 6, 1901.
10. Derselbe: Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ibidem. Bd. 7, 1902.
11. Gage, S. H. and S. P.: Sudan III deposited in the egg and transmitted to the chick. Science, vol. 28, 1908.
12. Haecker, W.: Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig, 1911.
13. Derselbe: Die Keimbahn von Cyclops. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 49, 1897.
14. Derselbe: Über das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. N. F., Bd. 30, 1902.
15. Hertwig, O.: Allgemeine Biologie. Jena, 1909.
16. Derselbe: Die Radiumkrankheit tierischer Keimzellen. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 77, 1911.
17. Derselbe: Keimschädigung durch chemische Eingriffe. Sitzungsber. d. preuss. Akad. d. Wissensch., 1913.
18. Derselbe: Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie. Jena, 1916.
19. Hirschler, J.: Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 92, 1909.
20. Derselbe: Über die Restitutions- und Involutionsvorgänge bei operierten Exemplaren von Ciona intestinalis Flem., Teil I, nebst Bemerkungen über den Wert des Negativen für das Potenzproblem. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 85, 1914.
21. Janda, V.: Die Regeneration der Geschlechtsorgane bei Criodrilus lacuum Hoffm. I. Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 33, 1912.
22. Derselbe: Idem II. Ibidem, Bd. 34, 1912.
23. Kahle, W.: Die Pädogenesis der Cecidomyiden. Zoologica, Heft 55, 1908.

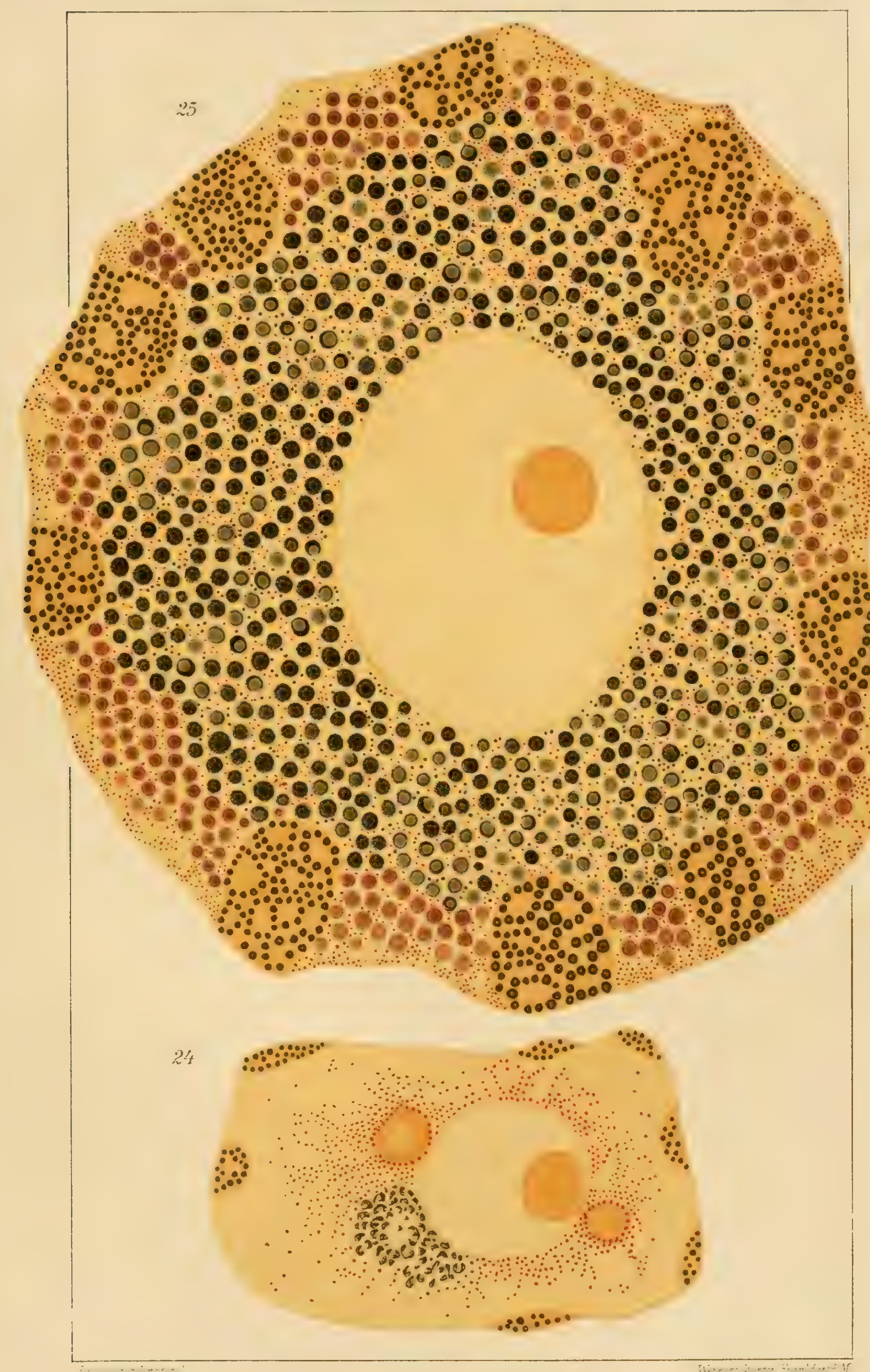
24. Kammerer, P.: Vererbung erzwungener Farbveränderungen. VI. Mitteilung: Das Farbkleid des Feuersalamanders (Salamandra maculosa Laurenti) in seiner Abhängigkeit von der Umwelt. Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen, Bd. 36, 1913.
25. Kuschakewitsch, S.: Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta. Festschrift f. R. Hertwig, Bd. 2, 1910.
26. Lang, A.: Über Vererbungsversuche. Verhandlungen d. deutsch. zoolog. Gesellschaft, 1909.
27. Derselbe: Experimentelle Vererbungslehre, Bd. 1. Jena, 1914.
28. Meisenheimer, J.: Die Entwicklung von Herz, Pericard, Niere und Genitalzellen bei Cyclas im Verhältnis zu den übrigen Mollusken. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 69, 1901.
29. Pictet, A.: Adaption d'un lépidoptère à un nouveau régime alimentaire. Archives scienc. phys. et nat., Genève, vol. 28, 1909.
30. Derselbe: Quelques exemples de l'hérédité des charactères acquis. Verhandl. Schweiz. nat. Gesellsch., Bd. 1, 1910.
31. Derselbe: Un nouveau exemple de l'hérédité des charactères acquis. Arch. scienc. phys. et nat. Genève, vol. 31, 1911.
32. Plate, L.: Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Auflage. Leipzig u. Berlin, 1913.
33. Derselbe: Vererbungslehre. Leipzig, 1913.
34. Riddle, O.: Studies with Sudan III in metabolism and inheritance. Journal of exper. Zoology, vol. 8. 1910.
35. Derselbe: The permeability of the Ovarian Egg-Membranes of the Fowl. Science, vol. 34, 1911.
36. Roux, W.: Über die bei der Vererbung von Variationen anzunehmenden Vorgänge. Vorträge u. Aufsätze üb. Entwicklungsmech d.. Org., Heft 19, 1913.
37. Schiller, J.: Vorversuche zu der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Archiv f. Entwicklungsmech d. Organ., Bd. 34, 1913.
38. Derselbe: Über die künstliche Erzeugung „primitiver" Kernteilungsformen bei Cyclops. Ibidem, Bd. 27, 1909.
39. Schröder, Ch.: Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grossulariata. Allg. Zeitschr. f. Entomologie, Bd. 8, 1903.
40. Semon, R.: Der Reizbegriff. Biologisches Zentralbl., Bd. 30, 1910.
41. Derselbe: Das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften". Leipzig, 1912.
42. Sitowski, L.: Biologische Beobachtungen über Motten. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie, 1905.
43. Standfuss, M.: Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28jähriger Experimente. Insektenbörse, 1902.
44. Tower, W.: An Investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution Publications, Washington, 1906.
45. Weismann, A.: Das Keimplasma, Jena 1892.
46. Witschi, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 85, 1914.



Werner u. Winter, Frankfurt a/M.



Hirschler ad nat. del.


25
24



Hirschler ad nat. del.

Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

17

18

19

20a

20b

20c

26

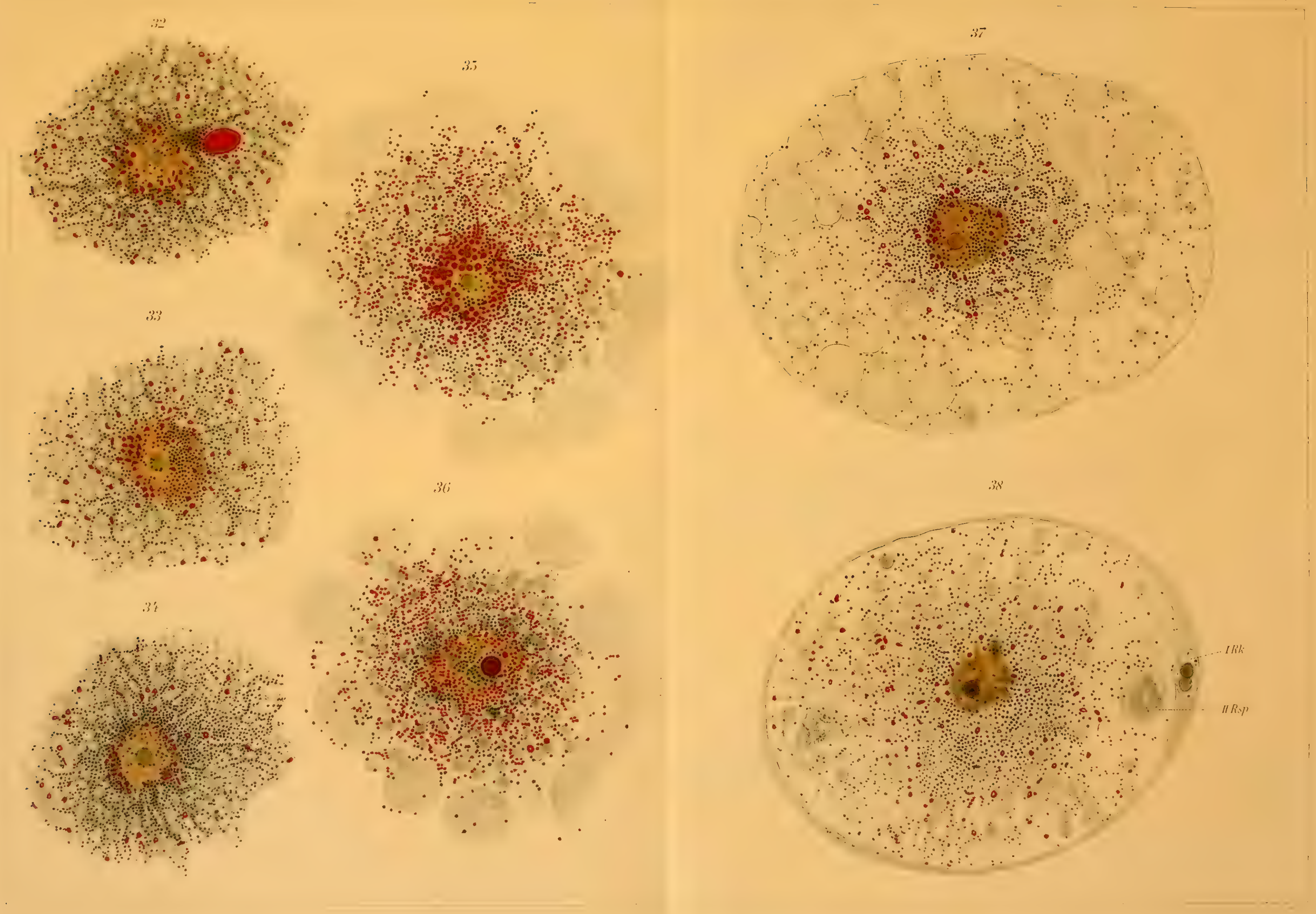
27

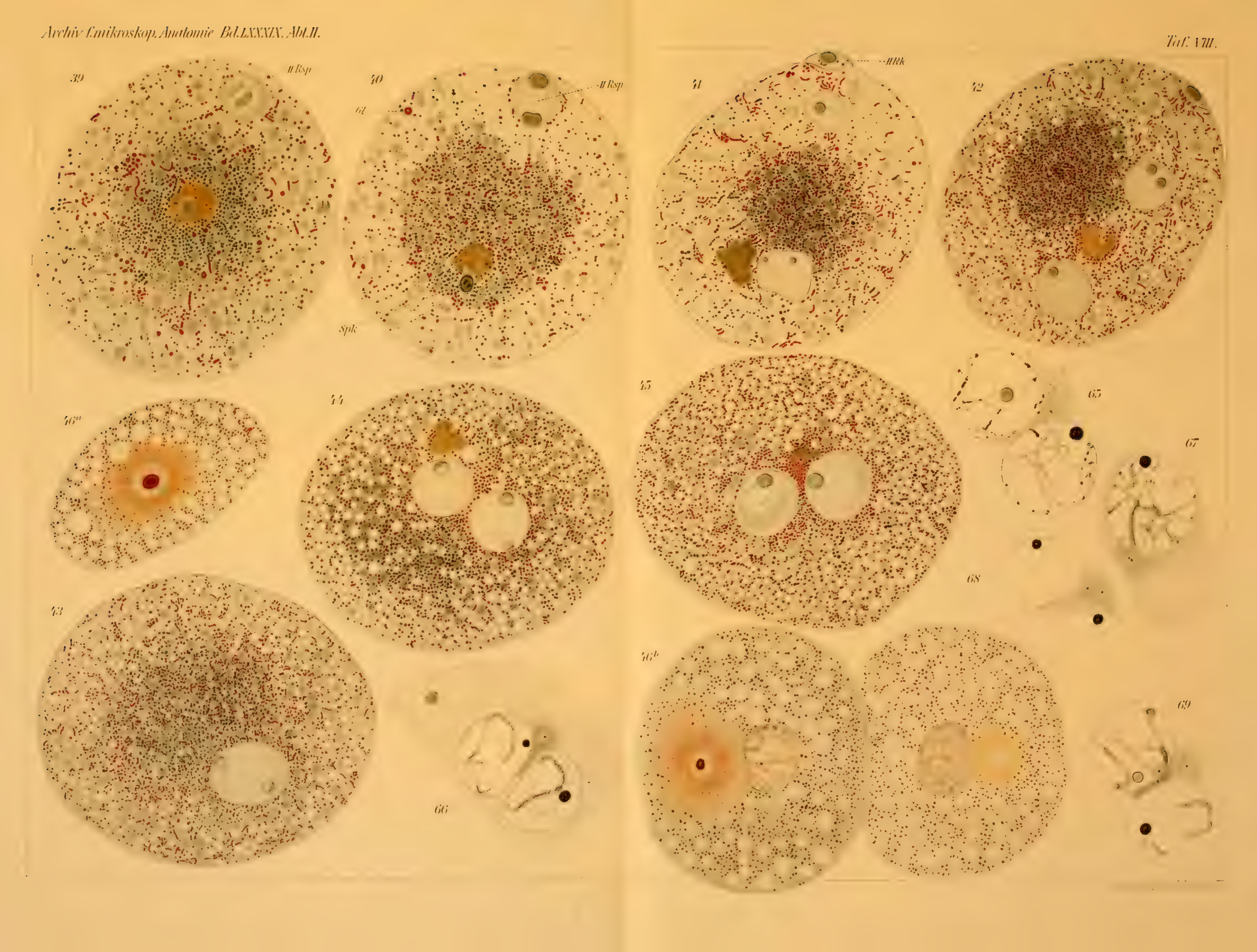
28

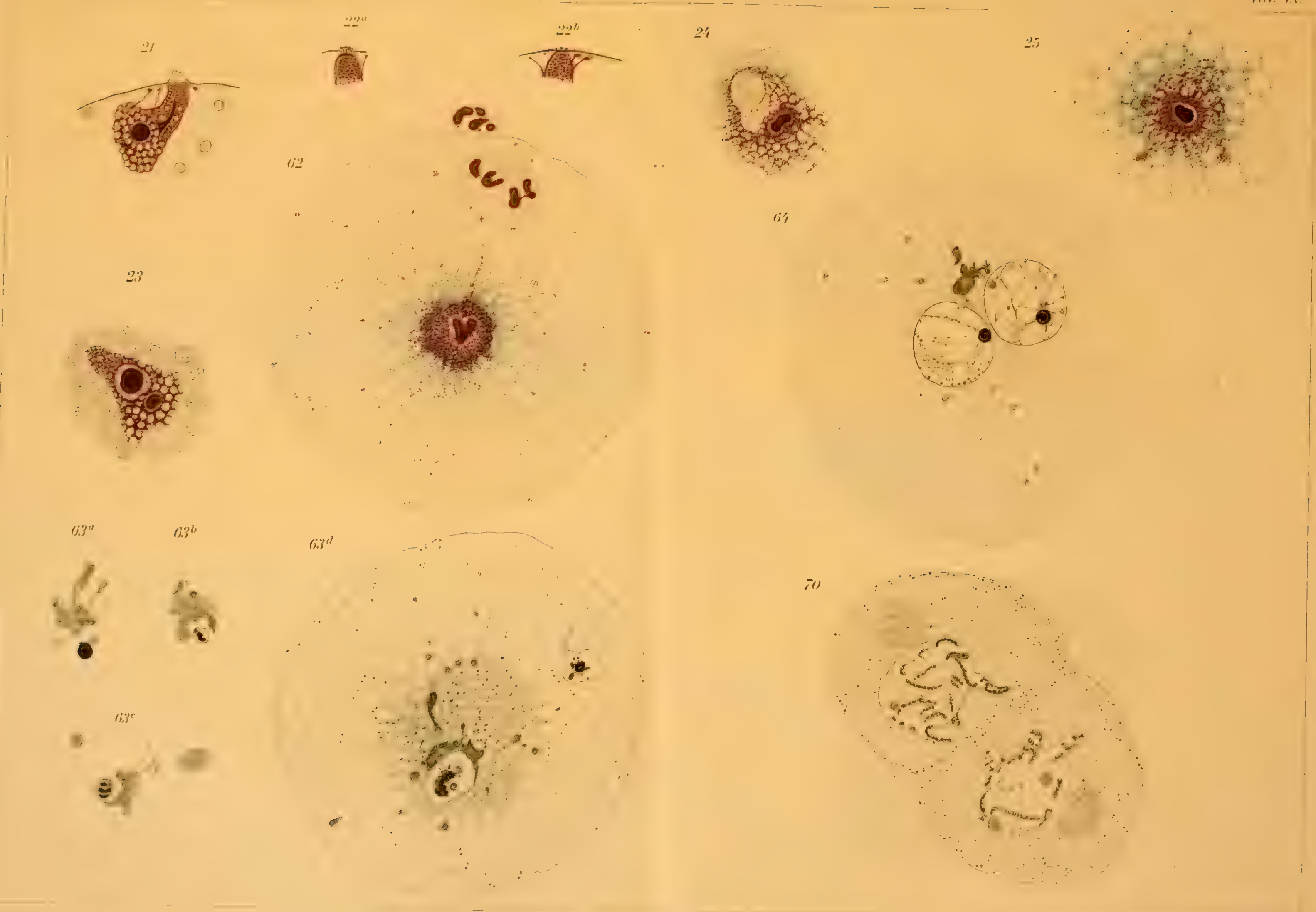
29

30

31


32
33
34
35
36
37
38
I Rk
II Rsp


39
II Rsp
40
II Rsp
Gl
Spk
41
II Rk
42
46a
44
45
65
67
68
43
66
46b
69


21
22a
22b
24
25
62
64
23
63a
63b
63d
70
63c

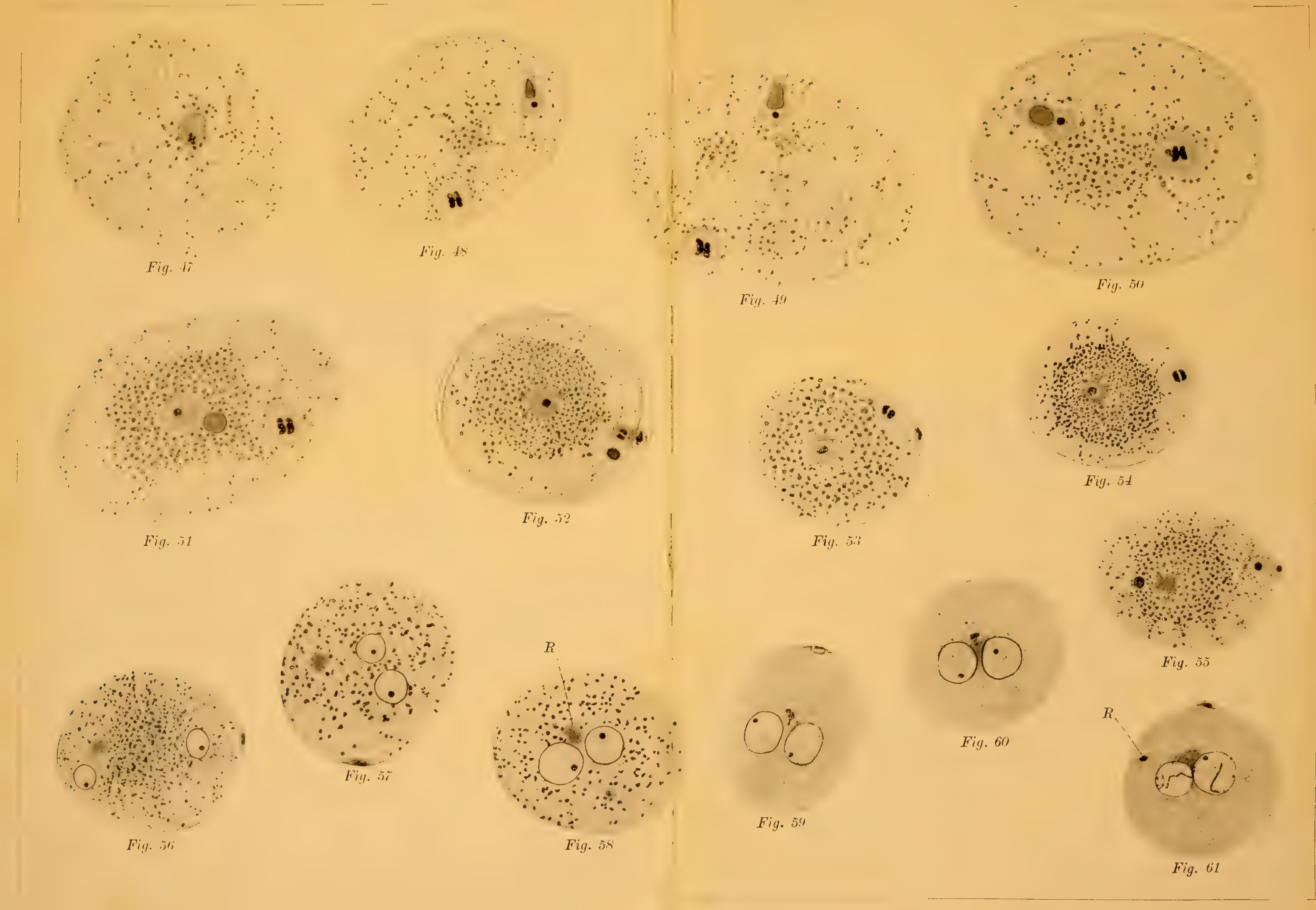


Fig. 47
Fig. 48
Fig. 49
Fig. 50
Fig. 51
Fig. 52
Fig. 53
Fig. 54
Fig. 55
Fig. 56
Fig. 57
Fig. 58
Fig. 59
Fig. 60
Fig. 61

